

**Morphologische und histologische
Untersuchungen zum Geschlechtswechsel
von *Thalassoma pavo* (L.),
einem diandrisch protogynen Lippfisch
aus dem Mittelmeer**

Dissertation
zur Erlangung des Grades
„Doktor der Naturwissenschaft“

am Fachbereich Biologie
der Johannes Gutenberg-Universität in Mainz

Roland Kuhn
geb. in Ludwigshafen am Rhein

Mainz 1976

**Morphologische und histologische
Untersuchungen zum Geschlechtswechsel
von *Thalassoma pavo* (L.),
einem diandrisch protogynen Lippfisch
aus dem Mittelmeer**

Dissertation
zur Erlangung des Grades
„Doktor der Naturwissenschaft“

am Fachbereich Biologie
der Johannes Gutenberg-Universität in Mainz

Roland Kuhn
geb. in Ludwigshafen am Rhein

Mainz 1976



Dekan :

P r o f. Dr. K. H ö h n

Berichterstatter :

P r o f. Dr. R. R e i n b o t h

Berichterstatter :

P r o f. Dr. H. R i s l e r

Tag der mündlichen Prüfung : 12. Oktober 1976

INHALTSVERZEICHNIS

1. EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG	S. 3
2. MATERIAL UND METHODE	S. 7
3. ERGEBNISSE	S. 9
3.1. Begriffsdefinitionen und tabellarische Übersicht	S. 9
3.1.1. Beschreibung der Farbkleider	S. 9
3.1.1.1. Schlichtfärbung	S. 9
3.1.1.2. Prachtfärbung	S. 12
3.1.1.3. Übergangsfärbung (Farbwechsel)	S. 13
3.1.2. Gonadentypen (makroskopischer Befund)	S. 16
3.1.3. Farbkleider, Körpergröße und Geschlecht	S. 19
3.1.4. Morphometrischer Saison- und Sexualdimorphismus	S. 23
3.1.5. Eintritt der Geschlechtsreife bei Primär-♂	S. 25
3.1.6. Eintritt der Geschlechtsreife bei ♀♀, Zeitdauer der Laichperiode und der Geschlechtsumwandlung	S. 26
3.1.7. Altersbestimmung	S. 29
3.2. Vergleichende Beschreibung der verschiedenen Gonaden- typen und der zugehörigen Ausführgänge (Ergebnisse der histologischen Untersuchung)	S. 31
3.2.1. Die Gonaden	S. 31
3.2.1.1. Das Ovar	S. 31
3.2.1.2. Umwandlung des Ovars zum Sekundärtestis	S. 44
3.2.1.3. Primärtestis	S. 56
3.2.2. Die Ausführgänge	S. 60
3.2.2.1. Oviduct und Urethralpapille	S. 60

3.2.2.2.	Umwandlung des Oviducts zum sekundären Spermiduct und der Urthralpapille zur Urogenitalpapille	S. 68
3.2.2.3.	Primärer Spermiduct mit Urogenitalpapille	S. 76
3.3.	Hormonphysiologische Versuche	S. 79
3.3.1.	Kastration	S. 79
3.3.2.	Testosteroninjektion	S. 81
3.3.2.1.	Vorbemerkungen	S. 81
3.3.2.2.	Induzierte Veränderungen am Farbkleid	S. 81
3.3.2.3.	Hormoninduzierte Veränderungen am Ovar und Oviduct	S. 84
3.3.2.4.	Hormoninduzierte Veränderungen am Primärtetis und Spermiduct	S. 92
4.	DISKUSSION	S. 96
5.	ZUSAMMENFASSUNG	S. 109
6.	VERZEICHNIS DER GEBRAUCHTEN ABKÜRZUNGEN	S. 112
7.	LITERATUR	S. 113

LEBENS LAUF

Anmerkung: Zwei Originalarbeiten mit z.T. farbigen Abbildungen sind bei der Universitätsbibliothek der Johannes Gutenberg-Universität Mainz hinterlegt.

1. Einleitung und Problemstellung

Einen ersten systematisch-phylogenetischen Überblick über Hermaphroditismus und die verschiedenen Formen des Geschlechtswechsels bei Teleostiern gab ATZ (1964). Neuere Ergebnisse wurden von YAMAMOTO, T. (1969), REINBOTH (1970, 1972c) und SMITH (1975) zusammengefaßt und diskutiert. Insbesondere die Perciformes wurden bisher eingehender untersucht. Auch wurde an Vertretern dieser Ordnung überhaupt erstmals natürlicher Hermaphroditismus bei Fischen festgestellt: CAVOLINI (1778), DUFOSSÉ (1856), SYRSKI (1876), STEPHAN (1901) und WILLIAMSON (1911). Sowohl in früheren als auch in den neueren Arbeiten auf diesem Gebiet hat sich gezeigt, daß in den einzelnen Familien dieser hochentwickelten Teleostierordnung z.T. sehr unterschiedliche Möglichkeiten des protogynen oder protandrischen Geschlechtswechsels sowie auch des simultanen bzw. konsekutiven Hermaphroditismus realisiert sind. Wie u.a. die Arbeiten von CHOAT & ROBERTSON (1975), FISHELSON (1970, 1975), HARRINGTON (1967, 1971, 1975), POPPER & FISHELSON (1973), ROBERTSON (1972, 1973), ROBERTSON & CHOAT (1974) und SMITH (1975) gezeigt haben, regulieren offenbar auch vielfältige exogene Faktoren (so z.B. auch soziale Strukturen innerhalb einer Population) das labile Geschlechtsverhältnis bei ambisexuellen Fischen.

Unter den Perciformes fallen besonders die Labriden auf, bei denen viele Arten offensichtlich einen deutlich ausgeprägten Sexualdimorphismus aufweisen und die häufig, ebenso wie der in dieser Arbeit näher untersuchte Pfauenlippfisch *Thalassoma pavo* (L.) besonders prächtige Farbkleider entwickelt haben. Die verschiedenen Farbtrachten (in Anlehnung an REINBOTH weiterhin Schlicht-, Übergangs- und Prachtfärbung genannt), gaben in der Vergangenheit wenig Anlaß, ausgerechnet bei diesen Arten in der Tat ungewöhnliche Geschlechtsverhältnisse zu vermuten. Vielmehr führten die verschiedenen Farbtrachten, zusammen mit der oberflächlichen Beobachtung, daß Individuen gleicher Färbung sowohl Testes als auch Ovarien bzw. Gonaden besaßen, die makroskopisch fälschlicherweise als Ovarien angesehen wurden, oft zu falschen Schlüssen.

So gingen nicht wenige Ichthyologen davon aus, daß es sich bei den, bezüglich der Färbung und den Körperproportionen zwar um einander höchst ähnlichen, aber eben dennoch deutlich voneinander unterscheidbaren Fischen um verschiedene Species, zumindest aber Subspecies und in geringerer Zahl auch um deren Hybride (gemäht waren Tiere mit Übergangsfärbung) handeln müsse. Zudem führte die Uneinigkeit und Verwirrung über die bei *Thalassoma pavo* auftretenden Farbtrachten zu mehr als 20 wissenschaftlichen Erstbeschreibungen (u.a. von LINNÉ, SWAINSON, RISSO, CUVIER & VALENCIENNES), von denen, was die Beschreibung der Färbung anbelangt, jene von LOWE (1840, 1843) bis heute am zutreffendsten ist. Sehr unvollständig sind dagegen die Angaben von BARCELO Y COMBIS (1868), CAPORIACCIO (1921), FAGE (1907), GARCIA DEL CID (1924), GOURRET (1893), GÜNTHER (1862), LO BIANCO (1888, 1909) u.a. . FOWLER (1936) unterschied bei *Thalassoma* drei Varietäten, erkannte also nicht, daß sich kleine Tiere mit Schlichtfärbung langsam umfärben und dann für einige Zeit eine "Übergangsfärbung" (= 2. Varietät) zeigen müssen, bis sich letztlich die Prachtfärbung voll ausgeprägt hat. Dagegen gaben DIEUZEIDE & NOVELLA (1955) eine in etwa zutreffende Beschreibung des Farbwechsels, sahen diesen aber ausschließlich in Relationen zur Körpergröße und übersahen dabei, daß es keine ♀♀ mit Prachtfärbung gibt. LOZANO Y REY (1952) führte erstmals die verschiedenen Färbungen auf das Alter, das Geschlecht und andere Faktoren zurück und verneinte ausdrücklich das Vorkommen verschiedener Rassen, während BLANC & BAUCHOT (1960) wieder drei *Thalassoma*-Varietäten vorstellten, ohne zwischen Geschlecht und Färbung irgendwelche Zusammenhänge zu sehen.

Erst REINBOTH (1962a) zeigte eindeutig, daß bei *Thalassoma pavo* zwei Männchentypen vorkommen, wovon einer aus den ♀♀ hervorgegangen sein muß, was aus der Morphe von Gonade und Ausführgang geschlossen werden kann (diandrisch protogyner Geschlechtswechsel).

Ferner war dieser Veröffentlichung zu entnehmen, daß sowohl reife ♀♀ als auch geschlechtsreife ♂♂ das schlichte Farbkleid tragen,

die Tiere mit Prachtfärbung dagegen offenbar alle männlichen Geschlechts sind.

Viele Detailfragen, insbesondere zur Morphologie der Gonaden und Geschlechtsausführgänge blieben aber noch offen, da dem genannten Autor nur relativ wenige dieser Fische zur eingehenderen Untersuchung vorlagen. So z.B. hatte REINBOTH keine *Thalassoma* mit Übergangsfärbung gefunden und auch keine Tiere mit Intermediär-gonaden beobachtet (scheinbar zwittrige Gonaden, in denen erste sich ausbreitende Spermatogenesestadien neben meist degenerierenden Oocyten vorkommen). Derartige Intermediärgonaden jedoch sind der sicherste Beweis für einen protogynen Geschlechtswechsel.

Den Beginn und Verlauf des Geschlechtswechsels bei *Thalassoma* nochmals genauer zu überprüfen ergab sich um so notwendiger, da REINBOTH selbst eine seiner früheren Vermutungen, *Thalassoma* unterliege demselben Modus des Geschlechtswechsels wie der von ihm und anderen Autoren zuvor bereits eingehend untersuchte *Labridae Coris julis* (L.) [BACCI & RAZZAUTI (1957, 1958), REINBOTH (1957, 1960, 1962a, b, 1963), ROEDE (1966), ZUNARELLI-VANDINI (1965)], durch nachfolgende Untersuchungen an dem westatlantischen Labriden *Thalassoma bifasciatum* (BLOCH) nicht bestätigen konnte (REINBOTH 1970, 1972b, c, 1973, 1975a).

Neben einer Beschreibung der bei *Thalassoma pavo* auftretenden Farbkleider unter besonderer Berücksichtigung des Farbwechsels, einer Darstellung des Jahreszyklus der Gonaden und des Ablaufs der Geschlechtsumwandlung sowie den damit korrelierten Veränderungen an den Ausführgängen, sollte untersucht werden, ob die Sexualinversion für alle *Thalassoma*-♀♀ obligatorisch ist und bei welcher Größe bzw. in welchem Alter der Fische dies geschieht.

Versuche, durch Kastration Veränderungen an der Farbtracht von Fischen, (zumeist Hochzeitskleider und Laichausschläge) zu erzielen, sind seit mehr als 50 Jahren bekannt [KOPEĆ (1918, 1927), TOZAWA (1923, 1929), CHAMPY (1924), VAN OORDT & VAN DER MAAS (1926),

BOCK (1928), IKEDA (1933) etc.]. In dem Bemühen, den Farb- und Geschlechtswechsel des Labriden *Halichoeres poecilopterus* aufzuklären, kastrierte KINOSHITA (1934, 1935, 1936, 1938) diese Fische und führte dabei erstmals auch an Labriden Gonadentransplantationen durch. Viel später erst wurde von OKADA (1962, 1964a) der protogyne Geschlechtswechsel von *Halichoeres* wiederentdeckt.

So lag es nahe, auch an *Thalassoma*-Pracht-♂ die Auswirkungen einer Testisektomie zu verfolgen und andererseits auch zu versuchen, durch Hormoninjektion einen vorzeitigen Farb- oder auch Geschlechtswechsel zu induzieren, wofür ebenfalls aus der Literatur etliche - hier nur auf Labriden bezogene - Beispiele bekannt geworden sind: OKADA (1964b), REINBOTH (1962a,b, 1963, 1972a,c), ROEDE (1972), STOLL (1955), TUCHMANN (1936) u.a. umfassendere Literaturhinweise bei LILEY (1969), CHESTER JONES et al. (1972) und DONALDSON (1973) .

Auf meinen Wunsch hin stellte mir Herr Prof. Dr. R. REINBOTH das Thema zu dieser Arbeit. Ihm danke ich für seine Förderung und nützliche Kritik. Weiter ist es mir ein Bedürfnis, Dr. Miguel Durán - Director del Instituto Espanol de Oceanografia / Laboratorio Palma de Mallorca - für seine Unterstützung auch bei spanischen Dienststellen zu danken. Besonders danke ich Herrn Hellmuth Lemm, Trier / Cala Figuera, der mir für die Zeit meiner Aufenthalte auf Mallorca ein Motorboot zur Verfügung stellte und mir dadurch einen unschätzbaren Dienst erwies. Nicht zuletzt danke ich den Fischern von Cala Figuera - insbesondere Jaime Grimalt - für vielfältige Hilfe.

2. Material und Methode

Das Untersuchungsmaterial wurde im März/April 1968 (110 Fische), Sommer 1968 (320 Fische) und Sommer 1969 (201 Fische) an der steil abfallenden Muschelkalkküste im Südosten Mallorcas gefangen - im Küstenabschnitt Cala S 'Amonia über Cala Santanyi, Cala Figuera, Porto Petro bis Cala d'Or. *Thalassoma pavo* selbst meidet die hier genannten, tief in die Küste einschneidenden, flachen Sandbuchten ebenso wie die kleinen Fischereihäfen (Cala Figuera, Porto Petro) mit verschmutztem Wasser und ist dort nur vereinzelt anzutreffen.

Die besten Fangergebnisse wurden auf Felsbändern (ehemaligen Brandungsterrassen) und anderen Vorsprüngen oder vor Höhleneingängen in 4 - 16 m Wassertiefe an bis zu 25 m Wassertiefe steil abfallenden Felswänden erzielt.

Ein Netz in Form eines Kegelstumpfes - durch zwei Drahringe fixiert ($d_1 = 80$ cm, $d_2 = 50$ cm, $h = 40$ cm, Maschenweite : 6 mm) wurde dazu freitauchend an möglichst ebenen Stellen flach ausgebreitet und mit geöffneten Seeigeln (*Arbacia*, *Paracentrotus*) oder seltener Mollusken (*Patella*) beködert. Am äußeren Netzring waren 4 Perlonfäden befestigt, die ≈ 50 cm über der Netzmitte in einem kleinen Korken zusammenliefen. Von hier führte eine griffige Zugleine zu einer an der Wasseroberfläche schwimmenden Korkhaspel, deren Auftrieb so gehalten war, daß die Zugleine wohl gespannt, das Netz selbst, auch bei Wellengang, jedoch nicht angehoben wurde. So konnte das Netz im geeigneten Moment leicht von der Wasseroberfläche ausgeholt werden. Die gefangenen *Thalassoma* wurden in einem gelochten Plastiksack mitgeführt und an Land in durchlüfteten 30 - 90 l fassenden Plastiktonnen gehältert. Es ist wichtig, darauf hinzuweisen, daß ich alle größeren Tiere, insbesondere solche mit Prachtfärbung oder Übergangsfärbung ausnahmslos einbehielt, ja deren Fang besonders intensiv betrieb.

Um jedoch auch einige Angaben über die natürliche Zusammensetzung der Population geben zu können, wurden an abgelegenen Orten - die in weitem Umkreis zuvor nicht befischt worden waren - an ein und

derselben Stelle alle nur eben erreichbaren Thalassoma erbeutet. Meist unmittelbar nach dem Fang, spätestens innerhalb von 24^h wurden die Fische in Urethanlösung getötet. Die entnommenen Gonaden - in Verbindung mit dem Ausführgang und der Genitalpapille - wurden fortlaufend nummeriert und (möglichst ausgestreckt) in Bouin fixiert, nach einigen Tagen einzeln in Tüllsäckchen verpackt und in Alkohol (70%) überführt. Die Weiterführung der gesammelten Gonaden in der Alkoholreihe und die Einbettung über Methylbenzoat in Paraplast (Schmp. 56 - 58°C) erfolgte im Mainzer Laboratorium. 10 μ dicke Schnitte in unterbrochenen Serien aus mehreren Bereichen der Gonade und des Ausführganges wurden mit saurem Hämalaun/Chromotrop 2R, Schnitte aus der Analregion vorzugsweise mit Azan/Anilinblau-orange angefärbt (vgl. ROMEIS 1968).

Kastrationen wurden ausgeführt, indem urethanbetäubte Fische mit dem Rücken in einem aufgeschnittenen, seewassergetränkten Schaumgummischwamm fixiert wurden. Nach der Kastration wurde der etwa 2 - 3 cm lange, parasagittal geführte Einschnitt mit Seide vernäht. Die entnommenen Testes mit abgetrenntem Ausführgang wurden ebenfalls fixiert.

"Testoviron-Schering" (in öliger Suspension) konnte mit Tuberkulinspritzen intraperitoneal oder intramuskulär injiziert werden. Diese Versuchstiere wurden ebenso wie die Kastraten in durchlüfteten Plastikbehältern provisorisch untergebracht. Beobachtungen und weitere Injektionen über einen längeren Zeitraum hinweg waren möglich, nachdem die Fische nach Mainz überführt und dort z.T. noch jahrelang gehalten wurden.

Derartige hormoninjizierte oder kastrierte Versuchsfische wurden, zur individuellen Unterscheidung oder auch Wiedererkennung sowohl im Freiwasser als auch im Aquarium in Anlehnung an eine von REINBOTH (1954) und RANDALL (1956) beschriebene Methode markiert.

3. Ergebnisse

3.1. Begriffsdefinitionen und tabellarische Übersicht

3.1.1. Beschreibung der Farbkleider

3.1.1.1. Schlichtfärbung

Etwa 90% aller im Untersuchungsgebiet vorkommenden *Thalassoma pavo* (L.) zeigen eine Farbtracht, die nachfolgend in Anlehnung an REIN-BOTH S c h l i c h t f ä r b u n g genannt wird.

[Nach LOWE (1840, 1843) entsprechen solche *Thalassoma* der Varietät "unimaculata" - so auch übernommen von BLANC & BAUCHOT (1960), während FOWLER (1936) Tiere mit diesem Farbkleid als Varietät "taeniata" bezeichnete.]

Auffälligstes Merkmal dieses Farbkleides ist ein bis in die Basis der Dorsalis hineinreichender schwarzer Rückenleck, der daher sowohl von der Seite als auch von oben sehr gut zu erkennen ist. Daneben fallen fünf grüne Querbanden auf, die den Rumpf unterteilen (Abb. 1).



Abb. 1
Thalassoma pavo (L.)
Schlichtfärbung
SL/TL 49/58 mm
D: VIII/13.
A: II/11

Der Mittelstreifen in Dorsalis und Analis ist beim Schlichttier braunrot, rotviolett oder dunkelbraun gefärbt. Weiter ist festzustellen, daß die Pectoralen der Schlichttiere völlig farblos (Abb. 1) oder nur an den Spitzen schwach pigmentiert sind. Die äußeren Flossenstrahlen der Caudalis sind bei kleinen Fischen nur wenig verlängert; bei Schlichttieren >100 mm SL dagegen doch bis

zu etwa 6 mm Länge (vgl. Abb. 9).

Ein relativ schwach ausgeprägter Sexualdimorphismus bei *Th. pavo*-Schlichttieren ist nur während der Laichperiode erkennbar (Abb. 2):

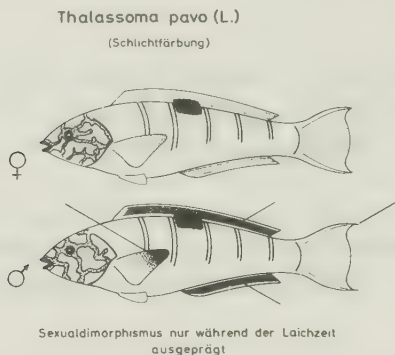


Abb. 2

Der Mittelstreifen in Dorsalis und Analis ist bei fließreifen Schlicht-♂ braun oder blauschwarz gefärbt, die Pectoralisspitzen sind bei ♂ ebenfalls stärker pigmentiert. Auch sind bei ♀♀ die Schwanzflossenspitzen weniger stark ausgezogen als bei etwa gleich-großen ♂. Darüber hinaus sind ♂ geringfügig größer. Die zuletzt genannten Unterschiede sind jedoch nur beim meristischen Vergleich umfangreicheren Zahlenmaterials festzustellen (vgl. Tab. 2).

Das kleinste im Rahmen dieser Arbeit untersuchte Individuum maß 50 mm TL und zeigte das schlichte Farbkleid. Kleinere *Thalassoma* konnten im Biotop überhaupt nicht gefangen werden. Jedoch wurde im Freiwasser ein 20 - 30 mm großer Jungfisch beobachtet, der den charakteristischen Rückenfleck von *Thalassoma* aufwies, an Kopf und Rumpf jedoch ausschließlich grasgrün gefärbt war. Die Form dieses Fischchens entsprach ebenfalls weitgehend der von *Thalassoma*. Es liegt nahe, hier eine zusätzliche Juvenilfärbung anzunehmen, denn eine Farbanpassung der Larven bzw. Jungfische, die nach plank-tischer Entwicklung felsige Küsten mit Algenbewuchs aufsuchen, ist durchaus wahrscheinlich. Derartige Farbanpassungen sind von nah ver-wandten Labriden in der wissenschaftlichen Literatur beschrieben (BAUER 1929), von juvenilen *Thalassoma* liegen jedoch nur zwei wenig

gesicherte Beschreibungen vor. So beschrieb STEINITZ (1952) in Alkohol konservierte 18 - 25 mm (TL) große Thalassoma, und K. PROBST behauptete in der Tauchsportzeitschrift "Delphin" 2/1971, daß er kleine, grüne Thalassoma an Felswänden in Griechenland beobachtet habe.

3.1.1.2. Prachtfärbung

Etwa 5 - 10 % aller Th. pavo fallen durch ein besonders prächtiges Farbkleid auf, und da es sich bei diesen Tieren ausschließlich um ♂ handelt, wurde für solche Fische von REINBOTH der Terminus *P r a c h t f ä r b u n g* bzw. *P r a c h t - ♂* eingeführt. Thalassoma mit diesem Farbkleid werden übereinstimmend von BLANC & BAUCHOT (1960), FOWLER (1936) und LOWE (1840, 1843) als Varietät "torquata" bezeichnet. Auffälligstes Merkmal dieser Pracht-♂ ist ein leuchtend blau bis türkisfarbener Vertikalstreifen kurz hinter dem Ansatz der Pectoralen, der sich zumeist kontrastreich von zwei braunrot bis korallenroten, parallel verlaufenden Banden absetzt. (Abb. 3).

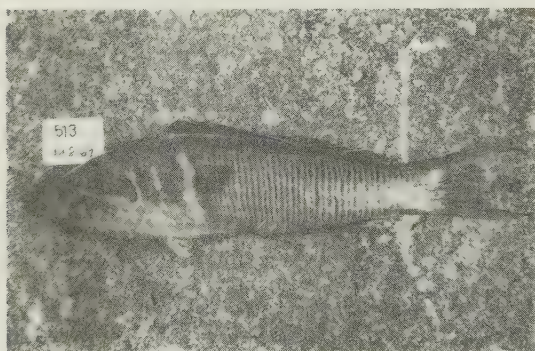


Abb. 3

Thalassoma pavo (L)
Pracht-♂ (513)

SL: 133 mm

TL: 162 mm

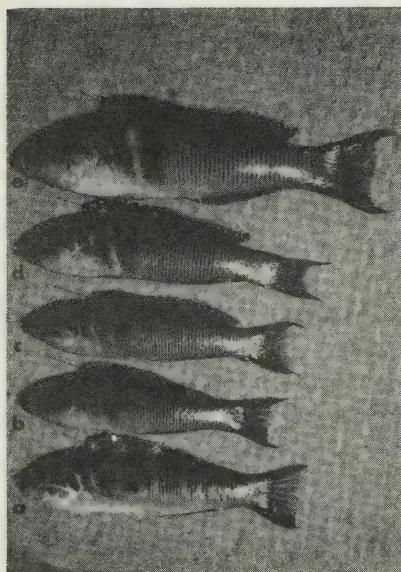
Schwanzflossenaus-
zug: 18 mm

Den Rumpf unterteilende grüne Querbanden oder der bei Schlichttieren so auffällige schwarze Rückenfleck fehlt den Pracht-♂ völlig. Dagegen ist eine besondere Färbung der Dorsalis festzustellen. Deren erste beiden Flossenstrahlfelder erscheinen braunrot oder hellrot, ansonsten ist der Mittelstreifen sowohl in der Dorsalis als auch der Anals braun- oder blauschwarz, während der Laichperiode tiefschwarz gefärbt. Ein weiteres auffälliges Merkmal der Pracht-♂ ist der permanent vorhandene, zur Laichzeit jedoch besonders deutliche schwarze Pigmentfleck an der Spitze der Pectoralis (Abb. 3). Eine besondere Färbung der Caudalis ist bei Pracht-♂ nicht zu erkennen. Jedoch zeichnen sich alle Pracht-♂, auch wenn diese noch relativ klein sind, durch 10 - 20 mm lang ausgezogene Schwanzflossen aus (vgl. Abb. 9d), wodurch die gespreizte Caudalis ein leierförmiges Aussehen erhält.

3.1.1.3. Übergangsfärbung (Farbwechsel)

Bei 73 Fischen aus dem Gesamtfang (vgl. Tab. 1) war eine Färbung festgestellt worden, die in etwa der von LOWE (1840, 1843) beschriebenen Varietät "lineolata" bzw. der Varietät "lemniscata" FOWLER (1936) entsprach. Wie BINI (1968) möchte ich diese Abweichungen von der Schlicht- oder Pracht-färbung als *Ü b e r - g a n g s f ä r b u n g* bezeichnen, zumal mehrmonatige Beobachtungen individuell markierter Fische im Freiwasser sowie die Haltung von *Thalassoma* mit Übergangsfärbung im Aquarium bewiesen, daß die Prachtfärbung in einem mehrere Wochen bis Monate dauernden Farbwechsel aus der Schlichtfärbung hervorgeht (vgl. Abb. 4).

Abb. 4



5 *Th. pavo*-Ø (im Sommer gefangen) zur Demonstration des Farbwechsels vom Schlicht-Ø (a) zum Pracht-Ø (e). Dazwischen verschiedene Stadien der Übergangsfärbung (b-d). Man beachte auch die Zunahme des Schwanzflossenauszugs von a nach e.

Eine Häufung von Tieren mit Übergangsfärbung zu einer bestimmten Jahreszeit war nicht eindeutig festzustellen. Der Farbwechsel nimmt etwa folgenden Verlauf: Der für die Schlichtfärbung so typische schwarze Rückenfleck verblaßt. Das bei Schlicht-Ø nur während der Laichzeit dunkel gefärbte Längsband in Dorsalis und Analis färbt sich permanent blauschwarz. Nur die beiden ersten Strahlenfelder

der Dorsalis nehmen später eine rotbraune bis hellrote Färbung an. Ebenso nimmt die schwarze Pigmentierung in den Pectoralisspitzen stark zu. An den Spitzen der äußeren Flossenstrahlen der Caudalis werden dunkle Zonen (mit Melanophoren) erkennbar, die zweifellos die Wachstumszonen der sich hier jetzt zunehmend verlängernden Flossenspitzen darstellen (vgl. hierzu auch Abb. 67 S. 82). Im weiteren Verlauf der Umfärbung verblassen die 5 grünen Querbanden, die ausnahmsweise allerdings auch bei großen Pracht-♂ noch schwach erkennbar sein können. Kurz hinter dem Ansatz der Pectoralis entsteht ein zunächst braungrüner Vertikalstreifen, der bald nach blaugrün oder gar leuchtend türkisblau umschlägt. Dieser blaue Vertikalstreifen entsteht 1-2 mm vor der 1. grünen Querbande, die in der Regel zu diesem Zeitpunkt nur noch schwach zu erkennen sind (Abb. 4 b/c/d/). Zuletzt erfolgt die Ausprägung der braunroten Banden, die den blauen Vertikalstreifen kontrastreich begleiten.

Auch bei allen Tieren mit Übergangsfärbung handelt es sich um funktionelle ♂, wie durch das Abstreifen von Sperma leicht überprüft werden kann.

Andere Farbmuster, wie z.B. das bei den einzelnen Species individuell variierende Mäandermuster von blauen Linien auf dem Kopf oder die Grundfärbung des Rumpfes - einzelne Individuen zeigten eine dunklere, andere eine hellere Gesamtfärbung, sind offenbar nicht mit dem Alter oder Geschlecht der Tiere korreliert. Allerdings entstand der Eindruck, daß die Leuchtkraft der Farben im Sommer ganz allgemein zunimmt. Allein die Länge der Schwanzflossenspitzen ist ein Merkmal, das saisonabhängig variiert und offenbar auch von Sexualhormonen beeinflusst wird (vgl. Abschn. 3.1.4.).

Ein plötzlicher Farbwechsel, wie er von zahlreichen anderen Teleostiern bekannt ist, wurde bei *Th. pavo* nie beobachtet und war auch durch die verschiedensten Eingriffe (z.B. Injektionsnadelstich) nicht zu induzieren. Nur bei der Haltung in Gefangenschaft konnte bereits nach einigen Stunden ein Nachdunkeln der Gesamtfärbung (Melanophorenexpansion) und damit ein starkes Nachlassen der Leuchtkraft der einzelnen Farbtöne festgestellt werden. Nach jahrelangem Aquarienaufenthalt (in

Mainz) waren die Farben der Fische stark verblaßt (Abb. 5).

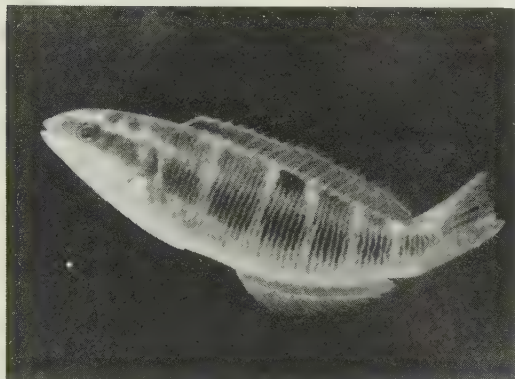


Abb. 5

Schlichtttier nach zwei Jahren Aquarienaufenthalt.

SL: 77 mm

Nach den Beschreibungen zahlreicher Autoren BREDER (1948), FEDDERN (1965), LONGLEY (1915), LONGLEY & HILDEBRAND (1941), NICHOLS (1930), RANDALL (1968), REINBOTH (mündl.), ROEDE (1972), STOLL (1955) und TEE-VAN (1932) sowie eigenen Beobachtungen, sind bei dem westatlantischen Labriden *Thalassoma bifasciatum* (BLOCH) plötzliche Farbwechsel auch unter natürlichen Bedingungen im Biotop, leichter noch bei Fischen in Gefangenschaft zu beobachten. Bei dieser Art sind auch Farbwechsel einfach zu induzieren - z.B. durch Nadelstiche. Aus diesen Befunden kann vielleicht gefolgert werden, daß der morphologische Farbwechsel bei *Thalassoma pavo* überwiegend hormonell gesteuert wird.

3.1.2. Gonadentypen (makroskopischer Befund)

Bei der Präparation geschlechtsreifer *Thalassoma*, die sich im Sommer in der Reproduktionsphase befinden, lassen sich drei Gonadentypen unterscheiden (Abb. 6):

O v a r i e n , mit paarigen, meist asymmetrischen Schenkeln werden bei etwa 2/3 aller Schlichttiere gefunden. In den meisten Fällen zeigen die Ovarien zumindest partiell eine feine, granuläre Strukturierung, die durch die relativ dünnwandige Ovarialwand hindurchschimmert. Bei ♀♀, die unmittelbar vor dem Ablaichen stehen, ist insbesondere der caudale, unpaare Ovarabschnitt mit reifen Eiern erfüllt, die leicht opak oder klar durchscheinend sind. Eier lassen sich nur bei ♀♀ mit starker Laichschwellung abstreifen, jedoch muß erheblicher Druck angewandt werden, bis die Eier dann plötzlich in großer Zahl austreten. Caudad des Anus ist eine kleine Papille sichtbar. Weder an dieser Papille noch zwischen dieser und dem Anus sind makroskopisch irgendwelche Öffnungen (Genital- oder Abdominalporen) auszumachen.

Am Ende der Laichzeit (Mitte August) erfahren die Ovarien eine rasch fortschreitende Volumenverminderung. Während dieser Zeit sind an den Ovarien einiger größerer ♀♀ auffällige, granuläre Strukturen festzustellen, wodurch es z.T. möglich wird - auch makroskopisch - einzelne Lamellen durch die Ovarialwand hindurch zu erkennen. Bei kleineren ♀♀ war dies nie zu beobachten. Die Protokollierung dieser Befunde und die spätere histologische Bearbeitung dieser Ovarien ergab, daß es sich hierbei um Intermediärgonaden handelte, also um solche, bei denen das frühere ovarielle Gewebe durch testikuläres Gewebe ersetzt wird. Dieser Geschlechtswechsel scheint bei allen ♀♀ zu erfolgen, denn funktionelle ♀♀ >120 mm SL wurden überhaupt nicht aufgefunden.

Männchen, die durch Sexualinversion aus vormals funktionellen ♀♀ entstehen, werden (nach REINBOTH) als S e k u n d ä r - ♂♂ bezeichnet. Deren Testes, die S e k u n d ä r t e s t e s , haben daher einen ähnlichen Aufbau wie das Ovar, was auch bereits makro-

skopisch zu erkennen ist: Der paarige Sekundärtestis ist in sich sehr stark zerlappt. Die einzelnen Lappen oder Lamellen ragen jedoch nicht frei in die Leibeshöhle hinein, sondern sind insgesamt von einer durchscheinenden Gonadenwand umgeben, die sich im caudalen, unpaaren Gonadenabschnitt zunehmend verjüngt und so in den Ausführgang überleitet (Abb. 6).

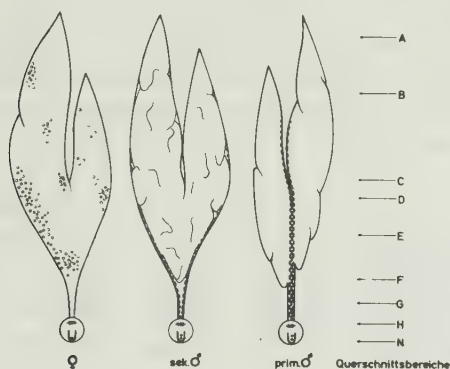


Abb. 6

Gonadentypen von *Thalassoma pavo*. Im sich an den Ausführgang anschließenden Kreis sind Anus und Genitalpapille angedeutet.

Auf die hier ange deuteten Querschnittsbereiche A-N wird bei der Beschreibung der histologischen Befunde der histologischen Befunde wiederholt Bezug genommen.

Männchen, die beginnend mit der sexuellen Differenzierung der Gonadenanlage Testes besitzen und diese auch zeitlebens beibehalten, werden P r i m ä r - ♂ ♂ genannt. Der nach einiger Erfahrung schon makroskopisch vom Sekundärtestis unterscheidbare P r i m ä r - t e s t i s ist an zwei wenig zerlappten, zumeist asymmetrisch ausgebildeten Testischenkeln erkennbar, die allein durch den im caudalen Abschnitt auftretenden, zentral gelegenen Ausführgang miteinander verbunden sind (Abb. 6). Die morphologischen Unterschiede im Aufbau der Geschlechtsausführgänge bei ♀♀ und den beiden ♂-Typen wurden in Abb. 6 angedeutet, können jedoch nur mikroskopisch erkannt werden (vgl. Abschn. 3.2.2.).

Die Unterscheidung von ♀♀ und den beiden ♂-Typen ist bei juvenilen Individuen erschwert oder gar unmöglich, ebenso bei Fischen, die sich in der Ruhephase befinden und dann oft nur äußerst unscheinbare Gonaden erkennen lassen. Aber auch im Sommer wird die makro-

skopische Unterscheidung von Primär- und Sekundärtestes durch Parasitenbefall erheblich erschwert. Diese Parasiten, nicht näher bestimmte Nematoden, bewegen sich frei in der Leibeshöhle der Wirte und zerstören dabei in nicht geringem Umfang die Gonaden. Diese erscheinen dann zerissen und zerlappt, und oft finden sich auch abgesprengte Regenerate fertilen Gewebes ohne Verbindung zum Ausführgang. 85 % aller untersuchten Thalassoma waren derart befallen, und in extremen Fällen wurde dadurch auch die spätere mikroskopische Unterscheidung der verschiedenen Testistypen schwierig. Daher sind zuverlässige Aussagen über die Häufigkeit und den Verlauf des Geschlechtswechsels bei *Th. pavo*, wie sicherlich in allen anderen Fällen auch, nur nach eingehenden histologischen Untersuchungen möglich.

Bislang ungeklärt ist das auch bei *Th. pavo*-♂ zu beobachtende Phänomen, daß die viel kleineren Schlicht-♂ nicht nur relativ, sondern oft auch absolut größere Testes besitzen als die großen Pracht-♂. ROEDE (1966, 1972) und REINBOTH (mündl.) machten entsprechende Beobachtungen auch an anderen Labriden. Der Auffassung ROEDES, diese Erscheinung als Folge bzw. Ausdruck von Senilität zu betrachten, kann nach der Beobachtung des aktiven Sexualverhaltens eben dieser Pracht-♂ mit den relativ kleinen Testes jedoch nicht zugestimmt werden.

3.1.3. Farbkleider, Körpergröße und Geschlecht

In der nachfolgenden Tabelle 1 sind die verschiedenen Färbungen und Gonadentypen in Relation zur Standardlänge von insgesamt 631 (auch histologisch untersuchten) *Thalassoma pavo* zusammengefaßt. Die Fische waren im Frühjahr und Sommer 1968 sowie Sommer 1969 im Untersuchungsgebiet gefangen worden.

Es muß darauf hingewiesen werden, daß ich beim Fang Tiere < 90 mm SL häufiger verschonte und noch kleinere Fische ohnehin durch die Maschen des Fangnetzes entweichen konnten. Die großen Pracht-♂♂ sowie Tiere mit Übergangsfärbung, auf deren Fang ich besonderen Wert legte, sind dagegen stark überrepräsentiert. Ein Häufigkeitspolygon des in Größenstufen unterteilten, in Tab. 1 wiedergegebenen Fanges würde daher nur auf der rechten Seite (große Tiere) in etwa der GAUSS'schen Glockenkurve der Normalverteilung entsprechen.

Tab. 1

Thalassoma pavo (L.)									
Standardlänge in mm (Größenstufen)	♀ ♀		Sekundär-♂♂			Primär-♂♂			Summe
	Schlichtfärbung Ovarien	Intermediär- gonaden	Schlicht- färbung	Übergangs- färbung	Pracht- färbung	Schlicht- färbung	Übergangs- färbung	Pracht- färbung	
0 - 49	7					3			10
50 - 59	41					13			54
60 - 69	40					15			55
70 - 79	27	2 [?]				15			44
80 - 89	35	5				33	1		74
90 - 99	25	16	10	3	3	41	11	1	110
100 - 109	10	6	19	14	8	29	17	3	106
110 - 119	4	7	6	9	25	3	15	9	78
120 - 129		2	4	2	33		2	16	59
130 - 139					19			8	27
140 - 149					7			4	11
150 - 159					2			1	3
Summe	189	38	39	28	97	152	46	42	631

Die in Tab. 1 zusammengefaßten Daten lassen folgende Aussagen zu: Von wenigen Ausnahmen abgesehen setzt der Geschlechtswechsel ein, wenn die ♀♀ etwa 90 mm SL erreicht haben. Sekundär-♂♂ mit funktionellen Testes <90 mm SL wurden jedenfalls nicht gefangen. ♀♀ mit funktionellen Ovarien >120 mm SL wurden ebenfalls nie gefunden. Der Geschlechtswechsel ist also offenbar für alle ♀♀ obligatorisch.

Der hohe Anteil von Sekundär-♂♂ mit Schlichtfärbung und z.T. auch deren beachtliche Größe legt nahe, daß Geschlechts- und Farbwechsel nicht oder zumindest nicht unmittelbar miteinander korreliert sind. Jedoch wird ersichtlich, daß alle Sekundär-♂♂ bei einer Länge von 90 - 130 mm SL auch den Farbwechsel durchlaufen und demnach zu sekundären Pracht-♂♂ werden.

Gleiches läßt sich auch von den Primär-♂♂ aussagen. Es kann also kein Zweifel darüber bestehen, daß auch primäre Pracht-♂♂ vorkommen. Diese Ergebnisse wurden nochmals in Abb. 7 zusammengefaßt.

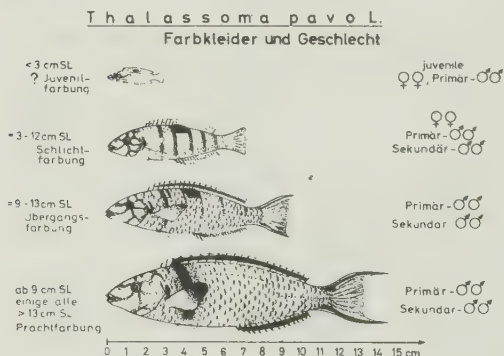


Abb. 7

(Belegexemplare für die Juvenilfärbung konnten bisher noch nicht gefangen werden, vgl. S. 11)

Inbesondere die Sexualinversion der ♀♀ und der sich doch häufiger unmittelbar anschließende Farbwechsel legen die Annahme nahe, daß in erster Linie androgene Hormone für diesen Farbwechsel beim Sekundär-♂ verantwortlich sind. Bei Primär-♂♂, die bereits mit 50 - 80 mm SL voll funktionsfähige Testes (vgl. Tab. 3 S. 24) entwickelt haben,

und die, wie Verhaltensbeobachtungen zeigen, auch sexuell aktiv sind, fällt es dagegen schwer, einleuchtende Gründe für eine (vielleicht altersbedingte) veränderte Hormonausschüttung anzuführen. Andererseits hat sich jedoch gezeigt, daß mit dem Farbwechsel auch eine erhebliche Änderung im Sexualverhalten der Primär-♂ verbunden ist. So laichen umherstreifende Schlicht-♂ bevorzugt in Gruppen ab, wobei eines oder mehrere ♀♀ (zuweilen auch keine!) beteiligt sind. Pracht-♂ dagegen sind weitgehend stationär, verteidigen Reviere (Laichplätze) und laichen dort paarweise mit einzelnen ♀ ab (vgl. KUHN 1973).

Weiter ist der Tab. 1 zu entnehmen, daß das ursprüngliche Geschlechtsverhältnis (vor der Sexualinversion) etwa 2:1 ist. So besteht beispielsweise bei allen Tieren < 90 mm SL eine Relation von 157 ♀♀ : 80 Primär-♂ = 1,96 : 1. Dieses Ergebnis stimmt weitgehend überein mit dem Verhältnis von Sekundär-♂ zu Primär-♂ nach Abschluß der Geschlechtsumwandlung (d.h. > 120 mm SL): 67 Sekundär-♂ : 31 Primär-♂ = 2,16 : 1.

Demgegenüber ergab die Auswertung von drei, an verschiedenen Orten des Untersuchungsgebietes unternommenen Fängen ein Geschlechtsverhältnis von 68 ♀♀ + Sek.-♂ : 21 Primär-♂ = 3,23 : 1.

Bei diesen Fängen wurde jeweils die gesamte Population erfaßt, (bis auf zwei Pracht-♂, die sich nicht fangen ließen). Auf die dabei angewandte Fangtechnik und verschiedene dabei erkennbare Verhaltensweisen der Fische kann hier nicht näher eingegangen werden, jedenfalls lassen meine Beobachtungen hierzu nicht die Möglichkeit zu, daß sich ♀♀ bzw. Sekundär-♂ oder Primär-♂ über dem Fangnetz unterschiedlich verhalten.

Die oben angedeuteten Schwankungen des Geschlechtsverhältnisses können daher nicht als zufällig angesehen werden, zumal auch erste Anzeichen dafür vorliegen, daß das Geschlechtsverhältnis auch in den verschiedenen Größenklassen (weitgehend identisch mit Jahrgangsklassen) variiert (vgl. Abb. 8).

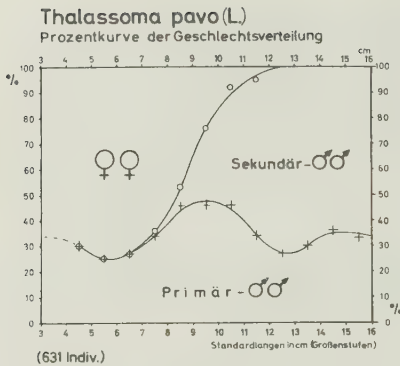


Abb. 8

Demnach scheint bei *Thalassoma pavo* - wie auch bei anderen diandrisch protogynen Species - ein bislang unbekannter, durch Umwelteinflüsse modifizierbarer Geschlechtsbestimmungsmechanismus vorzuliegen.

3.1.4. Morphometrischer Saison- und Sexualdimorphismus

Die nachfolgende Tabelle 2 veranschaulicht eine im Sommer zu beobachtende Längenzunahme der äußeren Caudalis-Flossenstrahlen bei größeren Schlichttieren und besonders bei Pracht-♂.

[Tiere < 90 mm SL wurden hier nicht berücksichtigt, da bei diesen - offenbar auch altersabhängig - die Caudalis ohnehin konvex oder nur leicht konkav abgerundet ist (vgl. etwa Abb. 1 und Abb. 9a).]

Schwanzflossenformen bei *Theilassoma pavo* (L.)



Abb. 9

Theilassoma pavo (L.) mit Schlichtfärbung
(>90 mm SL)

gefangen im Frühjahr:	Standardlänge (mm) Mittel- wert	Flossenanzug (mm) Mittel- wert	max. Abb.
16 ♀♀	96 ± 8 - 6	0.6 ± 1.4 - 0.6	
15 Primär-♂♂	97 ± 13 - 7	1.1 ± 3.9 - 1.1	
6 Sekundär-♂♂	99 ± 8 - 9	3.3 ± 1.7 - 1.3	

gefangen im
Sommer:

23 funktionelle ♀♀	99 ± 14 - 9	2.3 ± 3.7 - 2.3	
56 Primär-♂♂	98 ± 16 - 8	3.3 ± 4.7 - 3.3	
31 ♀♀ mit Inter- mediärgonaden	102 ± 23 - 12	3.5 ± 5.5 - 3.5	
33 Sekundär-♂♂	108 ± 15 - 16	5.8 ± 5.2 - 2.6	

Theilassoma pavo (L.) mit Prachtfärbung

gefangen im Frühjahr Frühjahr:	Standardlänge (mm) Mittel- wert	Flossenanzug (mm) Mittel- wert	max. Abb.
12 Pracht-♂♂	122 ± 23 - 22	6.2 ± 3.8 - 3.2	

gefangen im
Sommer:

127 Pracht-♂♂	121 ± 35 - 28	12.0 ± 8.0 - 0.0	
---------------	------------------	---------------------	--

Tab. 2

Die entsprechenden Daten belegen auch, daß Primär-♂ geringfügig längere Flossenspitzen aufweisen als etwa gleichgroße ♀♀. Deutlicher noch wird erkennbar, daß offenbar bei ♀♀ zugleich mit dem Geschlechtswechsel auch eine Wachstumsphase der Flossenspitzen einsetzt. Dementsprechend haben Sekundär-♂ mit Schlichtfärbung länger ausgezogene Schwanzflossen als vergleichbare Primär-♂. Diese Unterschiede bestehen allerdings nach der Umfärbung zu primären bzw. sekundären Pracht-♂ nicht mehr.

Diese Beobachtungen sowie auch die Ergebnisse hormonphysiologischer Versuche (vgl. Abschn. 3.3.2.2.) deuten darauf hin, daß vermutlich Sexualhormone diese alters- und saisonabhängige Veränderung der Flossenform verursachen.

Wegen des möglichen morphometrischen Sexualdimorphismus bei Schlichttieren wurden auch die Standardlängen von ♀♀ und Primär-♂♂ < 90 mm miteinander verglichen (Tab. 3). Hierbei ergibt sich, daß Primär-♂♂ geringfügig größer sind als ♀♀ (Tab. 3). Eine vergleichbare Mittelung der Standardlängen aller Primär- bzw. Sekundär-♂♂ > 120 mm SL zeigt dagegen, daß zwischen primären und sekundären Pracht-♂♂ keine Größenunterschiede bestehen und diese Tiere daher vermutlich auch die gleiche Lebenserwartung haben (Tab. 3).

Über vergleichbare Befunde berichtet ROEDE (1972, S. 224 ff) nach umfangreichen Experimenten zur Bestimmung der Wachstumsraten an *Th. bifasciatum* und *Halichoeres bivittatus*. Dabei kommt diese Autorin auch zu dem Schluß, daß alle Pracht-♂♂ höhere Wachstumsraten aufweisen als Schlicht-♂♂.

Tab. 3

Thalassoma pavo (L.)

Vergleich der Standardlängen (in mm)		Mittelwert	max. Abw.
<u>< 90 mm SL :</u>	157 ♀♀	: 69,0 "	+ 21,0 - 27,0
	80 Primär-♂♂	: 72,8	+ 17,2 - 29,8
<u>> 120 mm SL :</u>	67 Sekundär-♂♂	: 129,5	+ 26,5 - 9,5
	31 Primär-♂♂	: 129,5	+ 23,5 - 9,5

3.1.5. Eintritt der Geschlechtsreife bei Primär-♂

Wie Tabelle 4 zeigt, waren im Sommer 6 (7) Primär-♂ gefangen worden, die noch nicht als funktionelle ♂ angesprochen werden konnten. Wohl produzierten deren Testes schon reife Spermien, die Spermiducte waren jedoch noch nicht so weit differenziert, daß die reifen Spermien auch abgeleitet werden konnten. In denselben Größenstufen konnten jedoch auch zahlreiche laichfähige, d. h. bereits adulte Primär-♂ angetroffen werden. Demnach werden Thalassoma-Primär-♂ ab etwa 40 mm SL geschlechtsreif. Wie ein Vergleich mit Tab. 5/III zeigt, werden die ♀♀ frühestens ab etwa 50 mm SL laichreif.

Tab. 4

Eintritt der Geschlechtsreife bei Primär-♂

												Größenstufen
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	SL
												cm
Juvenil:	-	-	-	-	1	2	3	1*	-	-		
Adult :	-	-	-	-	2	11	12	11	16	28		

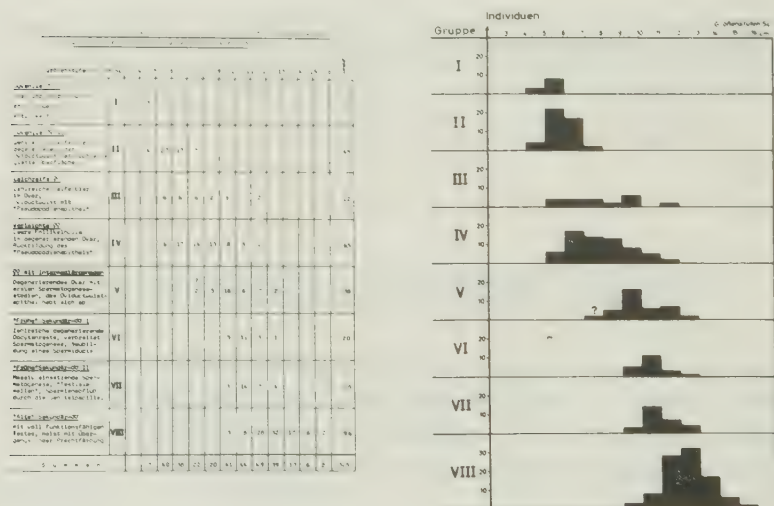
* : Eine pathologische Wucherung blockierte den Spermienabfluß durch die Genitalpapille.

Wie hier und im nachfolgenden Abschnitt gezeigt werden konnte, ist QUIGNARD's (1966, S. 180) Feststellung : "Chez les Labridées européens les femelles sont généralement adultes à une taille et à un age inférieur à ceux des males." nicht zutreffend.

3.1.6. Eintritt der Geschlechtsreife bei ♀♀, Zeitdauer der Laichperiode und der Geschlechtsumwandlung

Um Angaben darüber machen zu können, ab welcher Größe etwa die ♀♀ im Sommer laichreif werden und ab welcher Größe der Geschlechtswechsel einsetzt, wurde der Entwicklungsstand der Ovarien sowie der zugehörigen Ausführungsgänge in Entwicklungsstufen unterteilt. Diese Einteilung in 8 Gruppen berücksichtigt nicht Einzelheiten der Oogenese, schließt aber weiterführend die Sexualinversion bis hin zu sexuell aktiven Sekundär-♂♂ mit ein (Tab. 5 mit zugehörigem Blockdiagramm).

Tab. 5



56 der untersuchten ♀♀ mußten als "juvenil" angesprochen werden, wenn auch in den Ovarien der Gruppe II bereits eine mehr oder weniger große Zahl weitgehend ausgereifter Eier festgestellt werden konnte. Zum Ablaichen kommt es bei diesen ♀♀ offenbar noch nicht.

In Gruppe III sind alle ♀♀ zusammengefaßt, bei denen aufgrund der Ovarentwicklung und der deutlichen Ausbildung des "Pseudopodienepithels" auf dem Oviductwulst ein Abbläichen mit Sicherheit erwartet werden konnte (vgl. Abschn. 3.2.1.2. und 3.2.2.2.).

Ein Vergleich der in den Spalten I und II dargestellten Ergebnisse mit III und IV zeigt, daß *Thalassoma*-♀♀ frühestens ab etwa 50 mm SL, vereinzelt erst ab 70 mm SL geschlechtsreif werden - vermutlich ein Jahr später als gleichaltrige Primär-♂♂ (vgl. Tab. 4).

Weiter zeigt die Tabelle, daß erste Anzeichen des Geschlechtswechsels frühestens bei 60 - 70 mm SL großen ♀♀ zu beobachten sind (hierunter zwei Fälle, die nicht einwandfrei zu diagnostizieren waren - vgl. Spalte V, bzw. Abb. 22a/b S. 41).

Um auch eine Vorstellung über die zeitliche Lage und Dauer der Laichperiode, insbesondere aber auch den Verlauf der Sexualinversion gewinnen zu können, wurden in Tab. 6 die Entwicklungsstufen der Gonaden (entspr. Tab. 5) aller in den Sommermonaten gefangener adulter Schlichttiere miteinander verglichen, wobei jedoch auch das Fangdatum berücksichtigt wurde.

[Die Fangdaten mußten dabei in irgendwelchen Einheiten zusammengefaßt werden - hier 10 Tagen - da es nicht möglich war, innerhalb vorgesehener Zeitabschnitte gleich viele Fische zu fangen und auch innerhalb kürzester Zeit zu fixieren.]

Tab. 6

Laichperiode und Zeitdauer der Sexualinversion bei *Thalassoma pauc L.*

(Fang- bzw. Fixierungsdaten vom Sommer 1968 und 1969)								
J u l i		A u g u s t			S e p t e m b e r			
20. - 31.		1. - 10.	11. - 20.	21. - 31.	1. - 10.	11. - 20.	21. - 30.	
Anzahl der								
laichreifen ♀♀	: 11(55%)	3(22%)	8(24%)	-	-	-	-	
verlaichten ♀♀	: 7(35%)	6(43%)	8(24%)	14(63%)	3(11%)	14(39%)	12(75%)	
♀♀ mit Intermediär- gonaden	: 1(5%)	5(35%)	17(50%)	7(32%)	5(18%)	3(8%)	-	
Frühen Sekundär-♂♂ I	: 1(5%)	-	1(2%)	-	9(32%)	6(16%)	1(6%)	
Frühen Sekundär-♂♂ II	: -	-	-	1(5%)	11(39%)	13(47%)	3(19%)	
Summen /jeweils 100 %	: 20	14	34	22	28	36	16	

Nach dem 20. August wurden keine laichreifen ♀♀ mehr gefangen, die relative Häufigkeit verlaichter ♀♀ im Gesamtfang von 1968 und 69 nimmt ab Juli deutlich zu. Wie auch Verhaltensbeobachtungen bestätigen, beginnt die Laichzeit Anfang bis Mitte Juli und dauert bis Mitte/Ende August. Thalassoma-♀♀ mit Intermediärgonaden wurden vereinzelt im Juli, mit deutlichem Maximum Mitte August, Ende September dagegen überhaupt nicht mehr gefangen. Wie zwei Ende Juli bzw. Mitte August gefangene "frühe" Sekundär-♂♂ beweisen, kann der Geschlechtswechsel vereinzelt auch noch früher einsetzen, beginnt aber offenbar in der Regel Anfang bis Mitte August.

Die "frühen" Sekundär-♂♂ II - die eigentlich schon als funktionelle ♂♂ bezeichnet werden könnten, da bei diesen bereits Geschlechtsprodukte durch das neugebildete Spermiduct abgegeben werden können, waren in den Fängen von Anfang bis Mitte September bereits am häufigsten vertreten. Aus dieser Verschiebung der Häufigkeitsmaxima von ♀♀ mit Intermediärgonaden und "frühen" Sekundär-♂♂ I als auch Sekundär-♂♂ II kann gefolgert werden, daß die Geschlechtsumwandlung selbst nur etwa 3 - 6 Wochen dauert.

3.1.7. Altersbestimmung

In der bislang erfolgten Darstellung der Ergebnisse wurde auf direkte Altersangaben verzichtet. Die nach Zuwachsstreifen auf Schuppen versuchte Altersbestimmung erbrachte keine verwertbaren Ergebnisse. Eine Altersbestimmung anhand von Otolithenquerschliffen wurde nicht versucht. Grundsätzlich aber kann wohl davon ausgegangen werden, daß Fische, die gleich groß sind, in etwa auch gleiches Alter haben. Wie auf S. 24 gezeigt wurde, kann auch angenommen werden, daß sowohl ♀♀ als auch ♂♂ keine stark voneinander abweichenden Wachstumsraten aufweisen. Für den nah verwandten Labriden *Coris julis* (L.) gibt QUIGNARD (1966) - je nach Methode der Altersbestimmung (Schuppe oder Otolith) ein Alter von 14 bzw. 7 Jahren für ein 16,5 cm langes Tier an. Die Frage, welches Alter wirklich vorliegt, bleibt somit offen.

Freiwasser-Markierungsversuche an *Thalassoma* mittlerer Größe ($\approx$ 100 mm TL) - die insgesamt wenig erfolgreich waren, da die Fische zu leicht die Markierungen verlieren - ergaben ein monatliches Wachstum von durchschnittlich 1 - 2 mm (vgl. Tab. 7). Da mit einiger Sicherheit angenommen werden kann, daß kleinere Fische eine höhere Wachstumsrate aufweisen als große Individuen, vermute ich daher bei etwa 180 mm langen Pracht-♂ ein Alter von 12 - 15 Jahren.

Tabelle 7 Freiwassermarkierungsversuche

Datum		Körpermaße in mm *		Färbung/Farbwechsel
der Markierung	des Wiederfang	SL _M - SL _W	: TL _M - TL _W	
20.04.68	- 19.07.68	98-98 **	: 115-116	Schlichtfärbung
"	"	91-94	: 106-110	" "
"	"	88-90	: 100-106	" "
"	"	97-100	: 111-116	" "
"	"	98-100	: 120-124	Übergangs-/ Prachtfärbung
23.09.68	- 25.08.69	100-100 **	: 125-125	Übergangs-/ Prachtfärbung
23.09.68	- 27.08.69	85-102	: 102-122	Schlicht-/ Prachtfärbung

- * : Zur Beurteilung der Längenzunahme ist die SL vorzuziehen, da die Länge der Schwanzflosse jahreszyklisch variiert.

- ** : Nach ROEDE (1972) ist bei karibischen Labriden während des Farb- oder auch Geschlechtswechsels keine Längenzunahme festzustellen. Bei einem nach 11 Monaten wiedergefangenen Individuum, das zwischenzeitlich einen völligen Farbwechsel durchlaufen hatte, ergaben sich keine deutlichen Anzeichen für ein auch nur zeitweiliges Null-Wachstum. Bei dem anderen, nach 11 Monaten wiedergefangenen Tier, bei dem überhaupt keine Längenzunahme zu registrieren war, kann eine Verwechslung der Markierung leider nicht ausgeschlossen werden.

3.2. Vergleichende Beschreibung der verschiedenen Gonadentypen und der zugehörigen Ausführungsgänge (Ergebnisse der histologischen Untersuchung)

3.2.1. Die Gonaden

3.2.1.1. Das Ovar

Querschnittspräparate aus dem cranialen Bereich A - F (vgl. hierzu jeweils die Abb. 6 S. 17) der Ovarien im Frühjahr (März/April) gefangener *Thalassoma*-♀♀, zeigen zahlreiche wandständige Ovariallamellen, die in das Ovariallumen hineinragen. Die Lamellen inserieren im paarigen Abschnitt des Ovars an den medianen und dorsalen Wänden, während sich die lateralventralen Ovarialwände vom fertilen Gewebe abheben. Wie aus den Schnittserien ersichtlich ist, wird die dünnsschichtige Wand, ebenso wie das Stroma, von cranialcaudad verlaufenden Blutgefäßen versorgt. Gelegentlich sind auch einzelne Muskelfasern im Bindegewebe der Wand erkennbar.

Weiter ist diesen Querschnitten zu entnehmen, daß sich die jungen Oocyten zunächst am Rand der einzelnen Ovariallamellen differenzieren und durch nachfolgend heranreifende Oocyten zunehmend in das Lumen der einzelnen Lamellen abgeschoben werden. Dort runden sich bei den im Frühjahr gefangenen ♀♀ bereits einzelne Oocyten ab. Dotterkörner sind jedoch noch nicht erkennbar. [Der Verlauf der Oogenese und ebenso der Spermiogenese entspricht weitgehend den Befunden anderer Autoren, die die Keimzellenreifung bei Teleostiern untersucht haben, vgl. u.a. BRAEKEVELT & MCMILLAN (1967), GÜTTING (1961), KRAFT & PETERS (1963), LEHRI (1968), PETERS (1968) sowie KOAR (1965) und BALL (1960).]

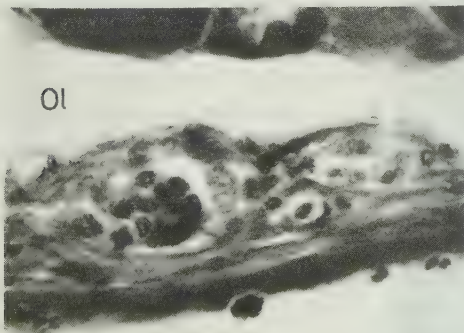


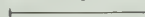
Abb. 10

Keimzellennest in der
Ovarialwand des ♀ Nr. 31

SL : 89 mm

Fix: 15.4.68

20 µm



Dem Saum der Ovariallamellen angelagert, im caudalen Bereich auch häufiger in den ventralen Abschnitten der Ovarialwand, finden sich Nester von Keimzellen (Abb. 10)

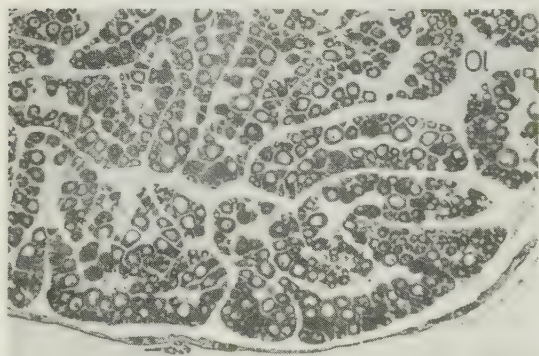


Abb. 11

Dogenesestadien in
der Ovarialwand des
♀ Nr. 50 - vgl. Abb.10.

SL : 75 mm

Fix : 16.4.68

500 μ m

Häufig hat in diesen Keimzellennestern schon eine weitere Differenzierung stattgefunden, so daß neben den Oogonien auch Oocyten

I. Ordnung auftreten (vgl. Abb. 11 und 12). Als wichtiger Befund ist hervorzuheben, daß bei 40 der insgesamt 45 im Frühjahr gefangenen *Thalassoma*-♀♀ ebenfalls Spermatogenesestadien in der Ovarialwand oder am Saum der Lamellen gefunden wurden (Abb. 13/14).

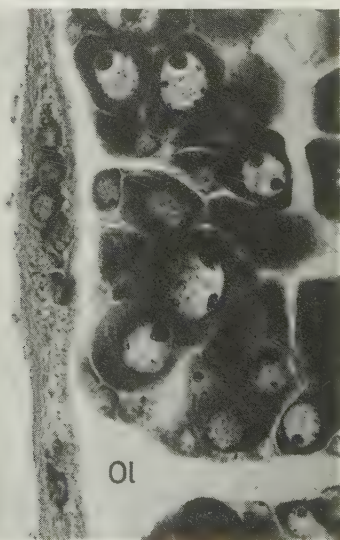


Abb. 12

Keimzellennest in der
Ovarialwand des ♀ Nr. 31

SL : 89 mm

Fix : 15.4.68

100 μ m

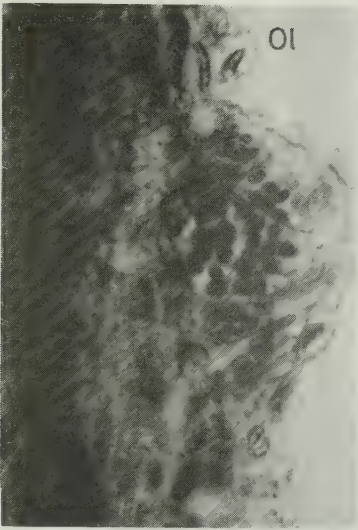


Abb. 13

Spermatozytennest in der
Ovarialwand des ♀ Nr. 17

SL : 100 mm

Fix : 8.4.68

20 μ m

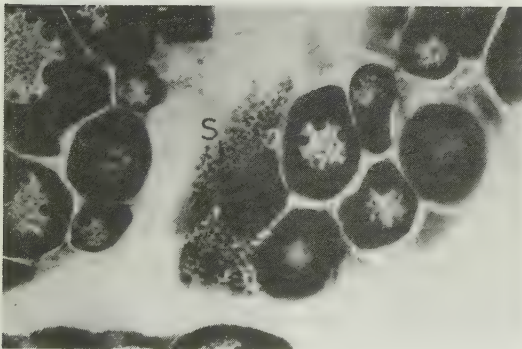


Abb. 14

Spermatozyten an der
Spitze einer in die
Ovarialhöhle hinein-
ragenden Lamelle.

♀ Nr. 61

SL : 94 mm

Fix : 18.4.68

50 μ m



(Daß bei 5 dieser ♀♀ keine Spermatogenesestadien gefunden wurden, ist möglicherweise darauf zurückzuführen, daß keine vollständigen Schnittserien zur Auswertung zur Verfügung standen).

Grundsätzlich läßt sich feststellen, daß die Keimzellennester vorwiegend in der Ovarialwand selbst (Abb. 13/15) oder in unmittelbarer Wandnähe dem Saum der Ovariallamellen angelagert sind (Abb. 14).



Abb. 15

Einander unmittelbar benachbarte Oogenese- und Spermatogenesestadien in der Ovarialwand des ♀ Nr. 17.

SL : 100 mm

Fix : 8.4.68

50 µm

Bei Überdurchschnittlich großen ♀♀ allerdings, bei denen aufgrund ihrer Länge ohnehin eine bald einsetzende Geschlechtsumwandlung zu erwarten war (vgl. REINBOTH (1962 a), Tab. 7, S. 446), ist die Anzahl der Spermatozytennester deutlich größer als bei jüngeren Tieren. Ebenso entstand der Eindruck, daß die Spermatozytennester mit zunehmendem Alter der ♀♀ weiter in das Stroma ovarii vordringen, da bei kleinen ♀♀ die Spermatogenesestadien allein in der Ovarialwand auftraten.

Da es nicht möglich ist, cytologisch zwischen Oogonien und Spermato gonien zu unterscheiden - häufig fanden sich auch Spermatozyten und Oozyten unmittelbar nebeneinander in der Ovarialwand (Abb. 15)- sollte auch hier in Anlehnung an D'ANCONA (1943) und REINBOTH (1962a) die Bezeichnung *D e u t e r o g o n i e n* vorgezogen werden.

Einwandernde oder sich von der Ovarialwand ablösende Keinzellen konnten jedoch weder hier noch bei den im Sommer gefangenen ♀♀ mit Sicherheit festgestellt werden. Bei den im Frühjahr gefangenen ♀♀ fanden sich jedoch bereits bläschenartige Ausstülpungen der inneren Ovarialwand, und zwar gehäuft in jenen Bereichen, wo auch Keimzellen oder Spermatogenesestadien in der Wand zu erkennen waren. Diese "Wandbläschen" verdienen weitere Beachtung, da sie offenbar mit dem Geschlechtswechsel in engerer Beziehung stehen.

Bei allen im Frühjahr gefangenen ♀♀ waren unterschiedlich große, zufällig verteilte, gelb bis bräunlich gefärbte Zellverbände in den

Gonadenquerschnitten zu erkennen, welche nachfolgend - in Anlehnung an CHAN, WRIGHT & PHILLIPS (1967) - als "brown bodies" bezeichnet werden. Aus keinem dieser Schnitte konnte allerdings auf die Funktion oder auch die Entstehung dieser auch in Testisquerschnitten nachweisbaren "brown bodies" geschlossen werden. Nur einmal konnten innerhalb eines solchen "brown body" neben den in der Regel immer vorhandenen stark lichtbrechenden Einschlüssen auch generative Zellen nachgewiesen werden (vgl. Abb. 16). Ein topographischer Zusammenhang zwischen den in Ovarien gelegentlich auftretenden Spermatogenesestadien und den "brown bodies" war in keinem Fall erkennbar.

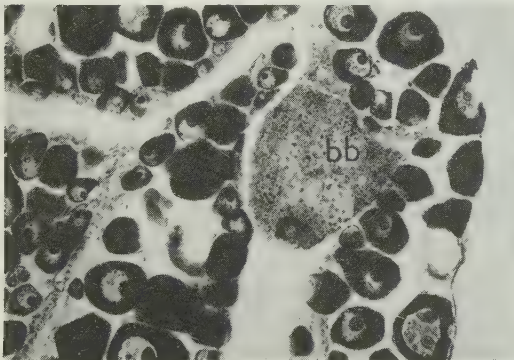


Abb. 16

Keimzellen enthaltender
"brown body" im Ovar des
♀ Nr. 17

SL : 100 mm

Fix : 8.4.68

100 μ m

Etwa am Beginn des hinteren Drittels der Gonade vereinen sich beide Ovarschenkel (Bereich C - D), wobei die median verwachsene Ovarialwand noch eine kurze Strecke als mediane Trennwand erhalten bleibt. Dann verjüngt sich das nunmehr unpaare Ovar und flacht sich zunehmend ab. Schließlich wird eine Zone erreicht, in der zwischen der Ovarialwand und dem Stroma keine Verbindung mehr besteht und die Ovariallamellen nur noch eine kurze Strecke in den hier beginnenden keimzellenfreien Teil der Gonadenanlage hineinragen (vgl. Abb. 17). Durch Verkürzung der in diesem Bereich noch paarigen Mesenterien nähert sich die caudoventrale Ovarialwand unmittelbar dem Enddarm (Abb. 17). Hier erscheint auch erstmals auf der Innenseite der Ovarialwand ein Epithel dichtgepackter kubischer, eigentlich mehr flaschenförmiger Zellen, die besonders im ventral-medianen Bereich mit

pseudopodien-artigen Fortsätzen in das Ovariallumen hineinragen. Mit dem Auftreten dieses "Pseudopodien-Epithels" scheint es möglich, bei *Thalassoma*-♀♀ den Beginn des Oviducts per definitionem festzulegen, der sich ansonsten nach der Definition von FELIX [vgl. FELIX & BÜHLER (1906)] als epigonaler Teil der Gonadenanlage bis in die Analregion hinein fortsetzt.

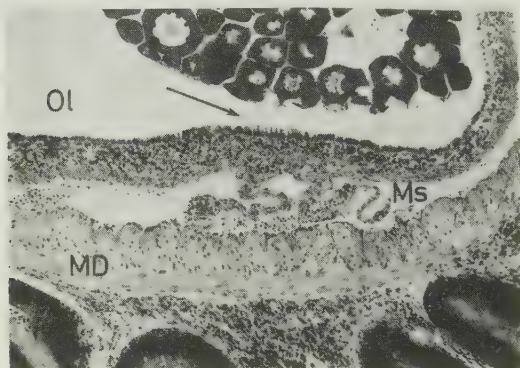


Abb. 17

Grenze zwischen Ovar
und Oviduct beim ♀
Nr. 92

SL : 78 mm

Fix : 19.4.68

→ "Pseudopodien-
Epithel"
200 µm

In Querschnitten von im Sommer fixierten reifen Ovarien sind grundsätzlich dieselben Verhältnisse bezüglich der Gonadenausbildung erkennbar wie bei den zuvor beschriebenen, im Frühjahr gefangenen ♀♀. Spermatogenesestadien in laichreifen Ovarien waren dagegen weitaus seltener anzutreffen.

Die Möglichkeit der Speicherung größerer Mengen reifer Eier, auf die aus der großen Zahl der bei einem Laichakt abgegebenen Eier (bis zu 5000) geschlossen werden konnte (vgl. KUHN 1973), war morphologisch nicht eindeutig nachweisbar, denn die Angschnitte reifer Eier lösten sich beim Färbeprozess zumeist vom Objektträger ab. Dies geschah insbesondere bei Querschnitten aus dem Oviductbereich. Aus vielen der Präparate konnte jedoch ersehen werden, daß eine bedeutende Anzahl von Eiern simultan heranreift, und so die große Zahl der abgegebenen Eier leicht erklärt werden kann (Abb. 18). Neben heranreifenden Eiern sind insbesondere in den Ovarschenkeln noch zahlreiche Gruppen von unterschiedlich weit differenzierten Oocyten festzustellen, die z.T. bereits in die Vitellogenese eingetreten sind.

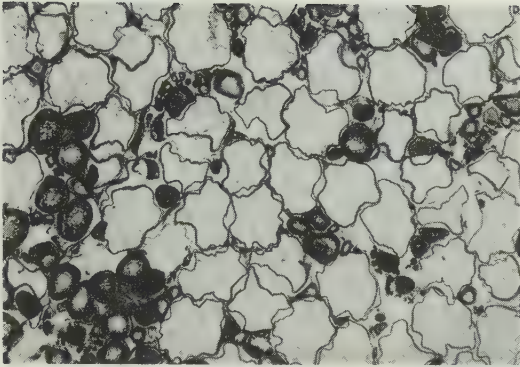


Abb. 18

Ausschnitt aus dem
Ovar des nahezu
laichreifen ♀ Nr. 132

SL : 82 mm

Fix : 26.7.68

1 mm

Im Hinblick auf die sich unmittelbar nach der Laichzeit anschließende Periode der Geschlechtsumwandlung bei großen ♀♀ muß die Rückbildung der Ovarien nach der Laichzeit stärkere Beachtung finden. Da hier in Form der Ovarquerschnitte nur stationäre Phasen des Degenerationsverlaufs vorliegen, muß der Ablauf des gesamten Vorgangs aus verschiedenen Präparaten rekonstruiert werden.

Um zunächst sicher zu sein, daß in diese Betrachtung vorerst keine ♀♀ mit einbezogen werden, bei denen die Geschlechtsumwandlung vielleicht unmittelbar bevorstand, werden vorerst nur Ovarien solcher Tiere beachtet, deren Standardlänge 80 mm nicht überschritt. (Vgl. REINBOTH 1962a, Tab. 7, S. 416 und Tab. 1 S.19 in dieser Arbeit.)

Hier ist nachzutragen, daß zumindest 11 der im Sommer gefangenen ♀♀ juvenile Ovarien hatten, d.h. noch keine der zahlreichen Oocyten in den ohnehin fast fadenförmig erscheinenden Ovarien in das Stadium der Dotterbildung eingetreten war.

In den Ovarpräparaten einiger weiterer kleinerer ♀♀ war erkennbar, daß zwar regelmäßig größere Oocytengruppen heranreifen, diese dann aber doch atretisch werden (Abb. 19).

Das Fehlen völlig reifer Eier oder andererseits das Fehlen von Follikelhüllen oder von Resten derselben bei gleichzeitig weit ver-

breiteten Anzeichen der Degeneration bei reifen Oocyten spricht dafür, daß das betreffende ♀ noch nicht abgelaicht hatte und in dem betreffenden Sommer auch nicht mehr abgelaicht hätte. Derartige ♀♀ sind also ebenfalls als "noch" juvenil anzusehen (vgl. Tab. 5, S.26). Weitgehende Oocytenreifung mit nachfolgender Atresie bei (noch) juvenilen - von HICKLING "adoleszent" genannten - Teleostier-♀♀ wurde auch von vielen anderen Autoren beschrieben [BARA (1960, EGGERT (1931), GOKHALE (1957), HICKLING (1930), WALLACE (1904) u.a.]

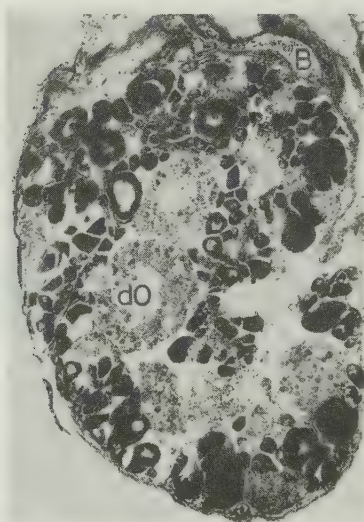


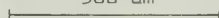
Abb. 19

Ovarschenkel (m. deg. Oocyten)
des ♀ Nr. 534 im Bereich B.

SL : 60 mm

Fix : 21.8.69

300 µm



Bei fast allen ♀♀ <80 mm SL (sowohl bei juvenilen, adoleszenten, als auch verlaichten) wurde deutlich, daß zumeist wandständige Ansammlungen junger Oocyten, dazwischen auch Keimzellennester, von der weitreichenden Degeneration ausgenommen bleiben. Wie individuell verschieden auch hier der Degenerationsverlauf sein kann, zeigt ein Vergleich der Abb. 19 - 21 : Werden nicht nur einzelne Eier bzw. Oocyten atretisch (Abb. 20), sondern auch weite Bereiche des Ovars von der Degeneration erfaßt, verklumpen die Reste der Follikelzellen mit dem Dottermaterial und dem Stroma (Abb. 21).

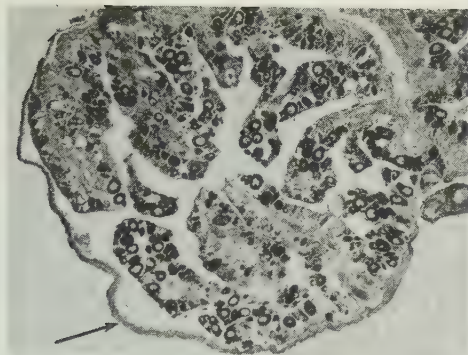


Abb. 20

Linker Ovarschenkel
des ♀ Nr. 441, Bereich B/C.

SL : 66 mm

Fix : 29.7.69

Die Degeneration bleibt auf einzelne Gruppen von Oocyten beschränkt, hierdurch bleiben die einzelnen Lamellen weitgehend erhalten.

Durch Ausbildung von Wandbläschen hat sich die Ovarialwand verdickt (→).

1 mm

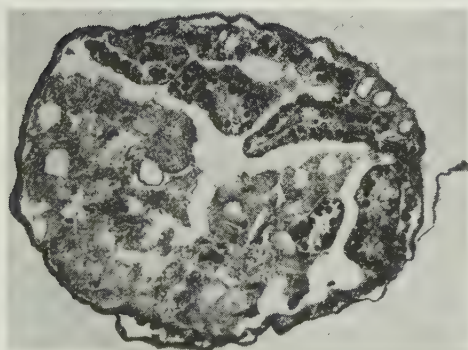


Abb. 21

Linker Ovarschenkel
des ♀ Nr. 431, Bereich B.

SL : 64 mm

Fix : 29.7.69

Umfassende Degeneration ganzer Ovariallamellen, von denen nur an den dorsalen, medianen und ventralen Wänden regenerierende Reste verbleiben.

0,5 mm

Auch in der Ovarialwand der juvenilen ♀♀ mit degenerierenden Oocyten sowie jener ♀♀, die nach dem Abbläichen wieder in die Regressionsphase eintraten, traten die bereits auf S.34 erwähnten bläschenartigen Ausstülpungen an der inneren Ovarialwand auf. Dies war jeweils an den lateralen Wänden der einzelnen Schenkel bzw. der ventralen Wand des unpaaren Ovarabschnitts besonders deutlich. In diesen Wandbläschen entwickeln sich Granulozyten, die offenbar die Phagozytose degenerierenden Materials übernehmen. Jedenfalls sind diese Granulozyten insbesondere dann und überall dort anzutreffen, wo größere Mengen degenerierenden Materials abzubauen sind. (Näheres hierzu auf S.46 ff.).

Während das degenerierende Gewebe offenbar innerhalb weniger Tage bis Wochen resorbiert und phagozytiert wird, kommt es von den dorsalen, medianen und ventralen Wänden der Ovarschenkel bzw. der dorsalen Wand des unpaaren Ovarabschnitts her zu einer raschen Regeneration der dort als Rest verbliebenen Oocytensäume und noch intakten Ovariallamellen. Ovarienquerschnitte von im September gefangenen ♀♀ gleichen also bereits weitgehend dem im Frühjahr fixierten Material. Der Wiedereintritt in die Regressionsphase scheint demnach sehr rasch zu erfolgen, und die Aktivität der Gonade in dem Zeitraum von September bis Mai ist offenbar nur sehr gering.

Wenn hier auf weitere Einzelheiten zur Atresie der Oocyten nicht eingegangen werden kann, so soll doch betont werden, daß diese bei einzelnen Individuen sehr unterschiedlich verlaufen kann. Hierdurch war es häufig schwierig, allein vom Aussehen des Ovars her zu beurteilen, ob sich die betreffenden (zumeist größeren) ♀♀ entweder auf dem Wege der Geschlechtsumwandlung befanden oder in die Regressionsphase eintraten.

Auch bei den im Sommer gefangenen ♀♀ waren die schon erwähnten "brown bodies" in vielen der Ovarquerschnitte zu erkennen, wobei aber keine Anhaltspunkte für deren mögliche Entstehung erkennbar wurden.

Seltener waren auch bei im Sommer gefangenen ♀♀ < 80 mm SL Spermatogenesestadien in den Ovarien erkennbar. Wie bei den im Frühjahr gefangenen ♀♀ war dies dann zumeist in oder an der Ovarialwand der Fall. Der Befund, daß z.B. beim ♀ Nr. 498 auch im Zentrum des Ovars, dort meist am Saum der Lamellen, etliche Felder mit Spermatogenesestadien erkennbar waren, muß bei der geringen Größe dieses ♀ (SL : 72 mm) als ungewöhnlich angesehen werden (Abb. 22 a/b).

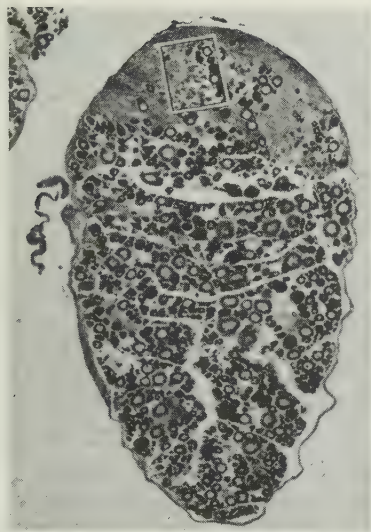


Abb. 22a

Rechter Ovarschenkel des
♀ Nr. 498, Bereich B.

SL : 72 mm

Fix : 16.8.69 0,5mm

Dorsal massive Degeneration
ganzer Lamellen, darunter
Atresie einzelner Oocyten.

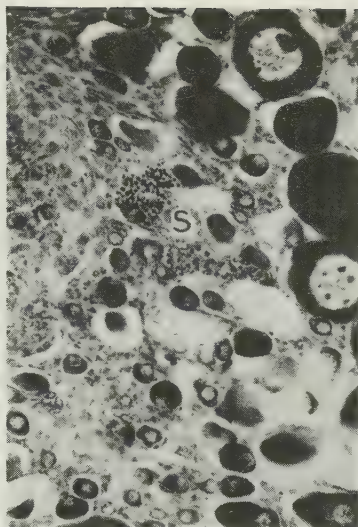


Abb. 22b

Ausschnitt aus Abb. 22a

Spermatogeneseherd im Bereich
des degenerierenden Gewebes

100 µm

Hiernach kann für möglich gehalten werden, daß auch bei ♀♀ <90 mm SL vereinzelt schon die Sexualinversion einsetzen kann. Auch wäre denkbar, daß bei einzelnen ♀♀ dieser Prozeß vorzeitig einsetzt, es aus irgendwelchen Gründen (z.B. unzureichende Hormonausschüttung?) aber nicht zum völligen Geschlechtswechsel innerhalb kurzer Zeit kommt. Funktionelle Sekundär-♂♂ <90 mm SL wurden jedenfalls nicht gefangen - vgl. Tab. 1, S.19. Die in Abb. 22a erkennbare massive Degeneration des dorsalen Ovarabschnitts bei gleichzeitiger Atresie einzelner Oocyten in noch weitgehend intakten Lamellen des ventralen Teils war häufiger auch bei anderen ♀♀ dieser Größenordnung festzustellen. Dies unterstreicht noch einmal die zuvor schon angedeutete Vielfalt im Degenerationsverlauf bei den einzelnen Individuen.

In Erwartung des bevorstehenden Geschlechtswechsels verdient die Ovardegeneration großer ♀♀ besondere Aufmerksamkeit, da bei ♀♀ >80 mm SL früher oder später mit dem Einsetzen des Geschlechtswechsels zu rechnen ist (vgl. REINBOTH 1962a, Tab. 7, S. 416).

Ein möglicherweise stark abweichender Degenerationsverlauf von dem zuvor beschriebenen könnte daher als erstes Anzeichen für die unmittelbar bevorstehende Geschlechtsumwandlung angesehen werden. Dies gilt insbesondere dann, wenn sich durch Vergleich weiterer Schnittserien der Degenerationsverlauf im weiblichen Gewebe und die Entstehung oder Ausbreitung des testikulären Gewebes möglichst genau rekonstruieren läßt. Gegen Ende dieser Reihe wäre dann ein Fisch mit zwittriger Gonade zu erwarten. Dies aber ist eine Bezeichnung, die nur für das in diesem Zustand fixierte Tier einigermaßen zutrifft. Besser sollten derartige Individuen "frühe" Sekundär-♂ genannt werden. Es sei an dieser Stelle erwähnt, daß im gesamten Material kein Fisch angetroffen wurde, bei dem die Bezeichnung Hermaphrodit angebracht gewesen wäre, wie das z.B. bei vielen Serraniden mit möglicher Selbstbefruchtung zutreffend ist [vgl. BORTONE (1971), CLARK (1959), SMITH (1959, 1965, 1967, 1971, 1973), SMITH & ATZ (1969), sowie SMITH & YOUNG (1966)].

Bei etwa 30% aller untersuchten ♀♀ > 80 mm SL waren keinerlei Besonderheiten im Gonadenzyklus zu erkennen. Entweder waren die Ovarien dieser (in den Sommermonaten gefangenen) Tiere noch nicht voll ausgereift, gerade erst laichreif geworden, oder aber die bereits verlaichten ♀♀ waren auf dem zuvor beschriebenen Weg der Degeneration und anschließenden Regeneration unterschiedlich weit fortgeschritten.

Bei keinem der verlaichten ♀♀ ergaben sich Hinweise dafür, daß nach dem erstmaligen Ablaichen noch weitere Portionen von Eiern simultan heranreifen könnten. Vielmehr zeigte sich, daß eine große Anzahl von Oocyten II.O., die die Vitellogenese bereits unterschiedlich weit durchlaufen hatten, vorzeitig atretisch wurden. Jüngere Follikel am Lamellensaum oder in Wandnähe blieben dagegen erhalten, um vermutlich erst in der nächsten Laichperiode zur Reife zu gelangen. Nach diesen Befunden kann ein wiederholtes Ablaichen (z.B. nach mehrtägigen Pausen) während der insgesamt nur 4 - 6 Wochen dauernden Laichperiode vermutlich ausgeschlossen werden [vgl. DHARMAMBA (1959), GÖTTING (1961), HICKLING & RUTENBERG (1936), JONG (1939), PETERS (1968), PRABHU (1956), SMIRNOW (1950) u.a.]. Versuche, durch Beobachtung individuell markierter ♀♀ Aufschluß über die genaue Anzahl der Laichakte pro Tag oder Laichperiode zu erhalten, scheiterten bisher.

Bei der Beurteilung jener Ergebnisse, die hormon- oder entwicklungsphysiologische Fragen tangieren, erhebt sich überdies die Frage, inwieweit sich die Gefangennahme mit einer anschließenden, zumeist nur kurzfristigen Hälterung auf die geschilderten Vorgänge auswirkt. Zwar ist seit langem bekannt, daß sich Temperatur und Beleuchtungsverhältnisse auch auf den Gonadenzyklus von Teleostiern auswirken [neuere Arbeiten hierzu bei BAGGERMAN (1972), KAYA (1973) und URASAKI (1972)], doch wird hier ebenso für möglich gehalten, daß insbesondere Stress [vgl. BALL (1960) : S. 212/22 und auch GRONOW (1974)] die Ovaratresie erheblich beschleunigt.

3.2.1.2. Umwandlung des Ovars zum funktionellen Sekundärtestis

Während bei vielen der im Sommer gefangenen ♀♀ >80 mm SL an den Ovarquerschnitten eindeutig zu erkennen war, daß die Laichreife unmittelbar bevorstand oder diese Tiere bereits gelaicht hatten, ergaben sich bei anderen ♀♀ dieser Größe auffällige Abweichungen von den bisher beschriebenen Befunden: Nur relativ wenige der Oocyten waren überhaupt bis zur Vitellogenese herangereift und an diesen selbst waren deutliche Degenerationerscheinungen zu beobachten. Aus allen Schnittserien der Ovarien derartiger ♀♀ ergaben sich keinerlei Anhaltspunkte dafür, daß hier noch Follikel in größerer Zahl heranreifen würden. Vielmehr entstand der Eindruck, daß bei diesen ♀♀ die Oocytenreifung bisher schon weitgehend asynchron verlief, und die wenigen ausgereiften Eier im Ovarial- bzw. Oviductlumen verbleiben und dort auch atretisch werden (Abb. 23/24).



Abb. 23

Ovar des ♀ Nr. 245 im Bereich B.

SL : 95 mm

Fix : 3.9.68

→ verdickte Ovarialwand mit Wandbläschen

1 mm

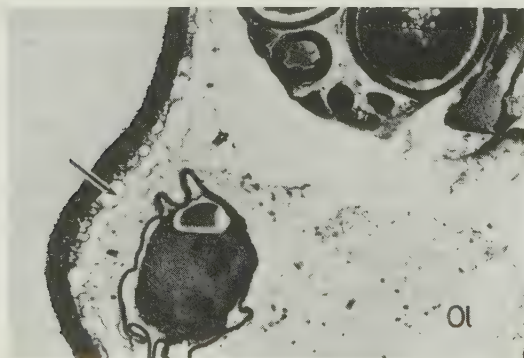


Abb. 24

Degenerierendes Ei im Ovariallumen des ♀ Nr. 275

SL : 113 mm

Fix : 6.9.68

→ Wandbläschen

200 µm

Deutlicher noch als beim Eintritt verlaichter Thalassoma-♀♀ in die Regressionsphase war hier das Auftreten von Bläschen an der inneren Ovarialwand und die sich darin entwickelnden, stark anfärbbaren Kerne zu erkennen. Dieser Entwicklung geht eine Verdickung der Ovarialwand besonders in jenen lateralen und ventralen Bereichen voraus, an denen keine Ovariallamellen inserieren (vgl. Abb. 23/24).

Weniger aus diesen Befunden als aus zeitlich offenbar früher einsetzenden Veränderungen am Oviduct dieser Tiere konnte mit einiger Sicherheit gefolgert werden, daß damit der zu erwartende Geschlechtswechsel bereits eingeleitet worden war.

Der weitere Verlauf der Ovaratresie sowie der Beginn und das Auftreten von Spermatogenesestadien innerhalb des degenerierenden Ovars erfolgte bei den untersuchten Tieren jedoch in sehr unterschiedlicher Weise. So kann zwischen den beiden folgenden Extremfällen offenbar jede nur denkbare Kombination angetroffen werden:

- a) zunächst rasche und weitgehende Degeneration des weiblichen Zellmaterials, danach erst verbreitetes Auftreten von Spermatogenesestadien (vgl. etwa Abb. 25a und 28a),
- b) erst spät und nur vereinzelt auftretende Spermatogenesestadien in Ovarien mit nur langsam fortschreitender Degeneration (vgl. etwa Abb. 27a/b).

Während das Einsetzen der Spermatogenese einerseits sehr schnell erfolgen kann, scheint sich der Abbau des ovariellen Gewebes in Einzelfällen über Monate hinziehen zu können. So können auch noch bei im Frühjahr oder gar Frühsommer gefangenen Sekundär-♂ zahlreiche Oocytennester angetroffen werden. Da diese Tiere aber bezüglich des Spermiducts und der Urogenitalpapille voll ausdifferenzierte Sekundär-♂ sind, kann davon ausgegangen werden, daß bei den betreffenden Individuen die Sexualinversion im vorausgehenden Spätsommer erfolgte oder zumindest eingeleitet worden war.

Eine allgemeine Beschreibung dieses komplexen Vorgangs kann daher manche individuellen Besonderheiten nicht ausreichend berücksichtigen.

Während die Degeneration des ovariellen Gewebes fortschreitet, werden zunehmend auch Oocyten atretisch, die noch keine Anzeichen von Dotterbildung zeigen. (Dies war beim Übergang zur Regressionsphase nicht festzustellen.) Ebenso verschmelzen einzelne Lamellen miteinander, während andere völlig reduziert werden (vgl. Abb. 25a/27a). So wird die Zahl der Lamellen insgesamt erheblich verringert. In diesen erfolgt durch Resorption und Phagozytose ein weiterer Abbau des degenerierenden ovariellen Zellmaterials. Dazwischen verbleiben jedoch noch häufig weitgehend intakte junge Oocyten, die vereinzelt oder in Nestern anzutreffen sind.

Bereits vor Degenerationsbeginn war, wie schon geschildert, eine Verdickung der Ovarialwand und die Ausbildung der schon wiederholt erwähnten Wandbläschen zu beobachten. Beide Erscheinungen können nicht allein durch Schrumpfung der zuvor stark geweiteten Wand erklärt werden, vielmehr deutet beides auf eine besondere physiologische Aktivität der Ovarialwand hin. Es ist auffällig, daß die Wandbläschen dort besonders stark ausgebildet sind, wo natürliche Einfaltungen oder Einstülpungen in der Wand häufig sind. In diesen blasenartigen Ausstülpungen der inneren Ovarialwand werden bald ein bis mehrere, zunächst sehr kompakt erscheinende acidophile Kerne erkennbar, die mit fortschreitender Degeneration des fertilen Gewebes an Durchmesser und häufig auch an Zahl zunehmen (vgl. Abb. 24 und 28a/b/c). Hierbei wird zunehmend auch eine granuläre Struktur bei der Mehrzahl dieser Körper sichtbar. In dieser Form werden die in den Wandbläschen gebildeten Granulakörper dann offenbar in das Ovariallumen entlassen. Zumindest können diese dort in einem späteren Stadium der Degeneration in großer Zahl angetroffen werden. Durch einen Vergleich degenerierender und intakter Dotterkörner mit diesen Granulakörpern kann mit Sicherheit ausgeschlossen werden, daß die in der Ovariallumina anzutreffenden Granula etwa Dotterreste sein könnten (vgl. Abb. 25h/c, 26 mit 28c, 29b).



Abb. 25a 0,5 mm

Linker Ovarschenkel des ♀
Nr. 497, Bereich B
SL : 99 mm ; Fix.: 16.8.69

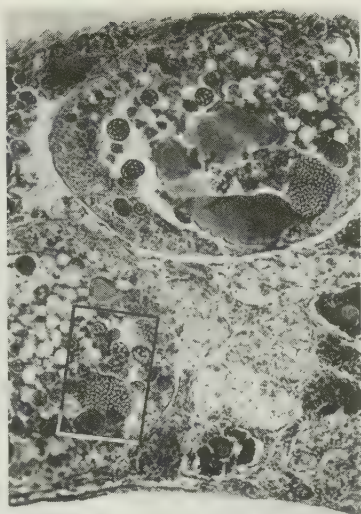


Abb. 25b 100 µm

Ausschnitt aus Abb. 25a
Atretische Oocyten und Follikel

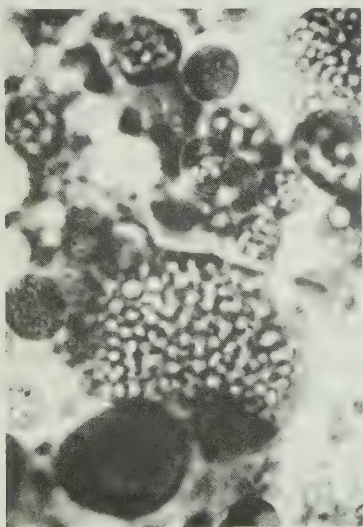


Abb. 25c 20 µm

Ausschnitt aus Abb. 25a/b
Degenerierende Dotterkörner

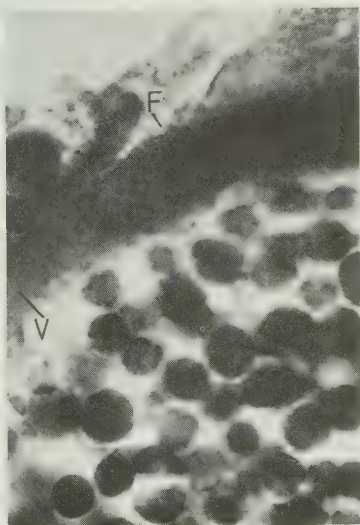


Abb. 26 20 µm

Dotterkörner in einer intakten
Oocyte des ♀ Nr. 132 zum Vergleich
SL : 82 mm ; Fix.: 26.7.68

Es ist vielmehr anzunehmen, daß die in den Wandbläschen gebildeten eosinophilen Granulakörper polymorphkernige Leukozyten darstellen, die zur Phagozytierung des degenerierenden Zellmaterials in der Ovarialwand gebildet werden [vgl. CATTON (1951), DRURY (1914/15), DRZWINA (1911/12), HAIDER (1968a/b), WARD (1969), WEINREB (1963) u.a.]. So wäre auch erklärlich, daß diese Granulozyten nur dann in der Ovarialwand gebildet und in das Lumen entlassen werden, wenn dort sowohl zu Beginn der Regressionsphase als auch der Sexualinversionsphase große Mengen an Zellmaterial abzubauen sind.

Daß neben der Ovarialwand auch in anderen blutbildenden Organen derartige Granulozyten gebildet werden, kann aus folgendem geschlossen werden: Insbesondere bei Tieren (auch ♂♂) mit starkem Parasitenbefall (Nematoden) im Gonadenbereich sind stets auch außerhalb der Gonaden identisch erscheinende Granulozyten in großer Zahl zu beobachten. Granulozytenbildung in der äußeren Ovarialwand war jedoch sehr selten und nur bei solchen ♀♀ zu beobachten, bei denen zugleich auch auf der Innenseite der Wand Granulozyten gebildet wurden. Auch im Frühjahr - wenn in der Ovarialwand niemals Granulozytenbildung zu beobachten war - waren die Parasitenherde ebenfalls von Granulozyten umgeben, deren Bildungsort in diesen Fällen aber nicht festgestellt werden konnte.

In der Degeneration weiter fortschreitend wird also das zerfallende ovarielle Gewebe weitgehend resorbiert bzw. phagozytiert, wofür neben den erwähnten Granulozyten auch zahlreiche andere freie Blutzellen im Ovariallumen sprechen (vgl. Abb. 28b, 29a/b, 30).

Spätestens in diesem Stadium der Degeneration werden die ersten, sich offenbar rasch ausbreitenden Spermatozytenherde erkennbar. Ebenso wie Nester junger Oocyten, treten die Spermatozyten-Ampullen am Lamellensaum auf, zunächst noch bevorzugt in der Nähe der Ovarialwand. Während die Degeneration des fertilen Gewebes weiter fortschreitet, werden zunehmend auch Oocyten in früheren Differenzierungsstadien atretisch. (Bei ♀♀, die in die Regressionsphase eintraten, blieben diese dagegen erhalten, um sich im darauffolgenden Sommer weiterzuentwickeln.



Abb. 27a

Gonadenquerschnitt des ♀
502 (Inversionsphase)

SL : 125 mm

Fix : 16.8.69

Häufung von jungen Oocyten
und Spermatocytennester
am Lamellensaum.

→ "brown bodies"

200 µm

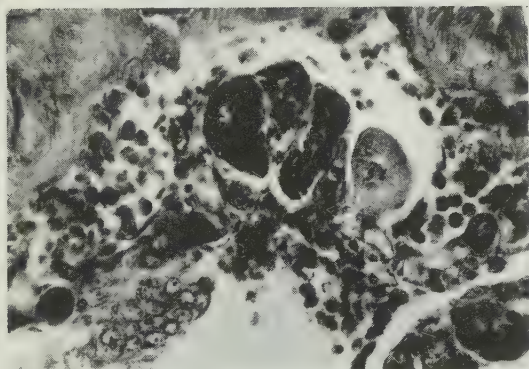


Abb. 27b

Ausschnitt aus Abb. 27a

Spermatozytenherde,
Granulozyten und junge
Oocyten

50 µm



Abb. 28a 0,5 mm

Testisquerschnitt beim frühen
Sekundär-♂ Nr. 322 im Bereich D
SL : 124 mm
Fix.: 13.9.68

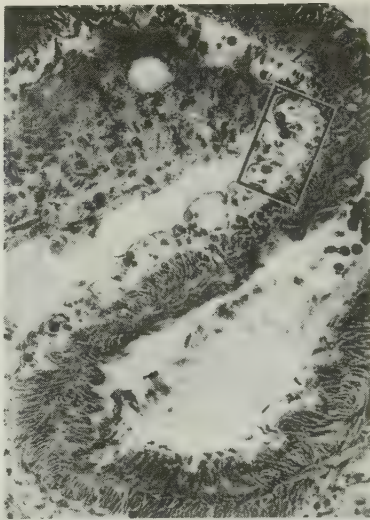


Abb. 28b 100 µm

Ausschnitt aus Abb. 28a
Wand des frühen Sekundärtestis.
Granulozytenbildung in den Wand-
bläschen, freie Blutzellen im Lumen.

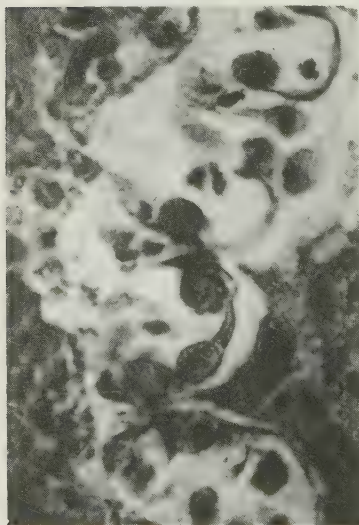


Abb. 28c 20 µm

Ausschnitt aus Abb. 28a/b
Granulozyten-Bildung in Wand-
bläschen der Entovarialwand

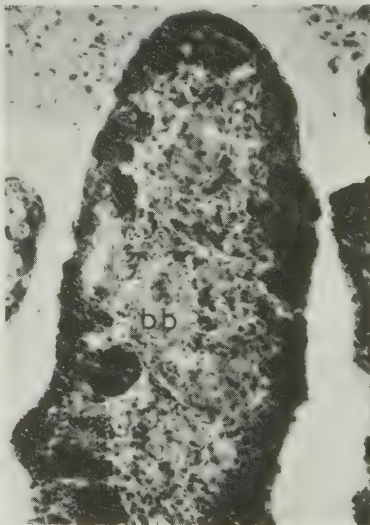


Abb. 28d 100 µm

Ausschnitt aus Abb. 28a
Testislamelle. Am Saum Spermatozyten,
im Zentrum Reste degenerierten Zell-
Materials.

Die Ovariallamellen werden so nach und nach durch weitere Ausbreitung des testikulären Gewebes in Testislamellen umgewandelt, die, wie zuvor die Ovariallamellen, von einem zarten Epithel umgeben sind (Abb. 28a). Diese Individuen können bereits als "frühe" Sekundär-♂ bezeichnet werden. Das verbliebene Gonadengewebe erscheint nach der Lamellenreduzierung sehr komprimiert, wobei ein gehäuftes Auftreten umfangreicher "brown bodies" im Zentrum der einzelnen Lamellen erkennbar wird. Wie die Ausschnittvergrößerung einer der umgewandelten Testislamellen zeigt (Abb. 28d), ist deren Lumen weitgehend von gelbbraunen Resten des degenerierenden Gewebes erfüllt. Sowohl aus der Struktur als auch der Verteilung dieser Reste kann geschlossen werden, daß diese "brown bodies" schwer resorbierbare Restkörper sind, die bei der jahreszyklischen Degeneration generativer Zellen entstehen (gleichartige "brown bodies" sind sowohl bei funktionellen ♀♀ als auch Primär- und Sekundär-♂ anzutreffen). Diese Restkörper werden nach und nach nur langsam weiter abgebaut, bis schließlich nur noch kleinere "brown bodies" mit stark lichtbrechenden Einschlüssen zurückbleiben. Nur in einem der Fälle überhaupt konnten Keimzellen in einem der "brown bodies" beobachtet werden (vgl. Abb. 16).

Direkte Hinweise auf die verschiedentlich postulierte hormonphysiologische Wirkung die - in Analogie zum Corpus luteum der Placentalia - von diesen "brown bodies" ausgehen soll, fanden sich bei *Th. pavo* nicht. An dieser Stelle kann auch ausdrücklich vermerkt werden, daß sich in keinem der durchgesehenen Gonadenquerschnitte von *Thalassoma* überhaupt irgendwelche Strukturen (z.B. interstitielle Zellen) aufgefunden wurden, die als mögliche Hormonproduzenten in Frage gekommen wären.

Die Herkunft der Spermatogonien im degenerierenden ovariellen Gewebe bleibt offen. Wie die Untersuchung im Frühjahr gefangener ♀♀ ergeben hat, können sich im Lamellensaum oder in der Ovarialwand befindliche Deutero gonien auch in männliche Richtung hin entwickeln (vgl. S.34). Bei im Sommer gefangenen ♀♀, die in die Sexualinversionsphase eingetreten waren, wurden jedoch niemals Spermatogenesestadien in der Ovarialwand selbst gefunden. Die naheliegende Vermutung, daß neben den Granulozyten auch Spermatogonien von der Wand aus in das Ovariallumen einwandern können, ließ sich hier nicht einwandfrei bestätigen.

Wohl entstand bei der Durchmusterung von Gonadenquerschnitten der Inversionstiere gelegentlich der Eindruck, daß zwischen den im Lumen befindlichen Granulozyten auch generative Zellen eingestreut sind (vgl. Abb. 29b).

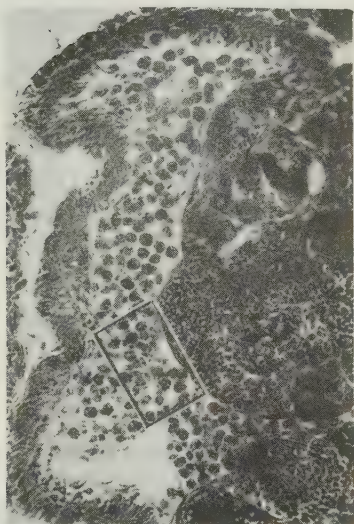


Abb. 29a

Ausschnitt aus dem Testis
des "frühen" Sekundär-♂ 388

SL : 106 mm 100 µm

Fix : 20.9.68

Zahlreiche Granulozyten
im ehemaligen Oviductlumen.

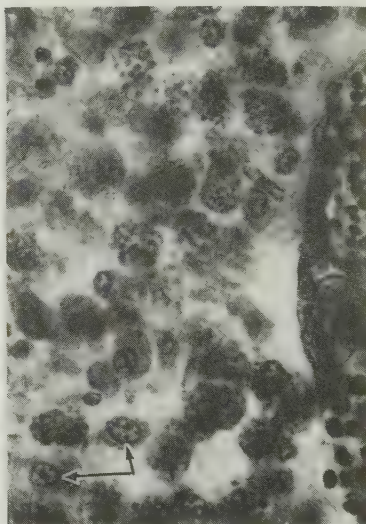


Abb. 29b

Ausschnitt aus Abb. 29a

Zwischen den Granulozyten sind
Zellen erkennbar, bei denen es
sich um Spermatozyten handeln
könnte (→).

20 µm

Die Sexualinversion kann als abgeschlossen gelten, wenn die Sekundär-♂ in der Lage sind, reife Spermien abzugeben. Aus ♀♀ werden somit - wie der Tab. 6 zu entnehmen ist, offenbar innerhalb weniger Wochen - funktionelle Sekundär-♂. Voraussetzung hierfür ist allerdings die Ableitung der reifen Spermien aus den Testislamellen, die durch weitere Veränderungen in der Ovarialwand ermöglicht wird: Insbesondere im lateralen und lateral-ventralen Wandbereich (im unpaaren Gonaden-

abschnitt auch in der dorsalen Wand) werden in caudaler Richtung fortschreitend zahlreiche Lakunen ausgebildet (Abb. 30).

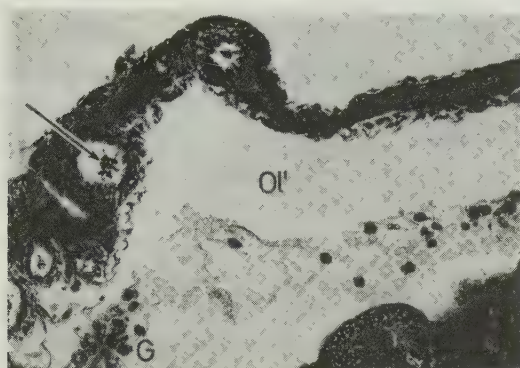


Abb. 30

Neugebildetes Lakunen-
system in der ehemaligen
Ovarialwand des "frühen"
Sekundär-♂ 388

SL : 106 mm

Fix : 20.9.68

→ Spermien

100 µm

Diese verzweigen sich netzartig und nehmen weiter caudal an Durchmesser zu (Abb. 32). Die in den Lamellen neudifferenzierten Tubuli, die die Testisampullen untereinander verbinden, kommunizieren mit den wandständigen Lakunen. In diesem System können die reifen Spermien dann abgeleitet werden. Das ehemalige Ovariallumen wird also nicht zur Spermienableitung benutzt.

Wie eine Betrachtung von Querschnitten bei "älteren" Sekundär-♂ zeigt, erfolgen an den Testes keine weiteren grundlegenden Veränderungen. So bleibt eine große morphologische Ähnlichkeit zwischen Ovar und Sekundärtestis erhalten (Abb. 31).

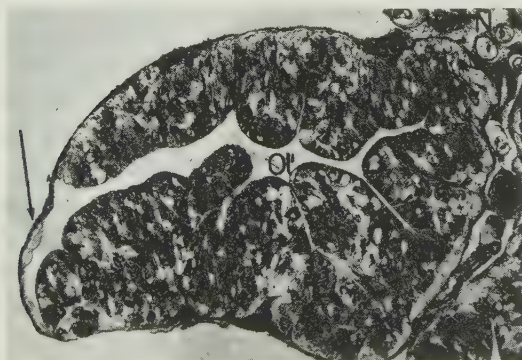


Abb. 31

Linker Testisschenkel
des Sekundär-♂ 223
Querschnittsbereich C

SL : 107 mm

Fix : 20.8.68

Testislamellen, ehemali-
ges Oviductlumen sowie
die Spermien ableitenden
Lakunen (→) sind deut-
lich zu erkennen.

1 mm

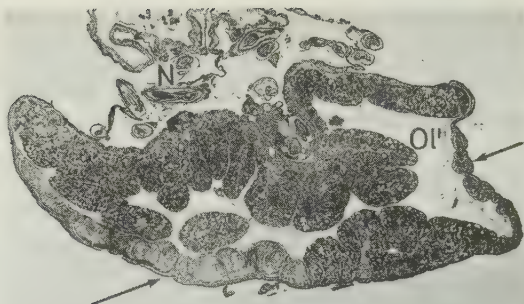


Abb. 32

Unpaarer Testisabschnitt
(Ber. E) des Sekundär-♂
230.

SL : 112 mm

Fix : 20.8.68

Die bilateralen Lakunen
(→) in der Wand sind
mit Spermien gefüllt.

1 mm

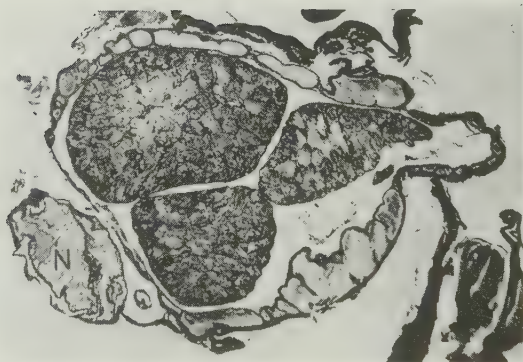


Abb. 33

Testisquerschnitt im
Bereich F des Sekundär-♂
168

SL : 106 mm

Fix : 4.8.68

1 mm

Jener caudale Oviductbereich, in dem keine Lamellen mehr direkt an der Wand inserierten, also der epigonale Gonadenbereich beginnt, wurde als Übergangszone zwischen Ovar und Oviduct angesehen.

Wie die Abb. 33 zeigt, finden sich entsprechende Verhältnisse auch bei den Sekundär-♂♂. Da das fertile Gewebe oft noch weit in das ehemalige Ovarial- bzw. Oviductlumen hineinragt, ohne nochmals mit den wandständigen Lakunen Kontakt aufzunehmen, müssen die hier produzierten Spermien daher zunächst in cranialer Richtung abgeführt werden. Auch verschieben sich die zuvor Überwiegend lateralen Lakunen in die dorsale, stärker noch die ventrale Gonadenwand. Dabei verschmelzen auch einzelne Lakunen und bilden so Gefäße mit größerem Querschnitt und leiten damit zum sekundären Spermiduct über.

Entsprechend sehen die Testes älterer, in der Ruhephase befindlicher Sekundär-~~W~~ aus, die im Frühjahr (März/April) fixiert wurden. Allerdings können dann nur durch eine histologisch-mikroskopische Untersuchung die beiden Männchertypen mit Sicherheit unterschieden werden, denn die Testischänkel und der unpaare Testisabschnitt des Sekundärtestis haben dann viel geringeren Umfang und erscheinen spärlicher als die Primärtestes fast fadenförmig. Auf Querschnitten sind aber die typischer, von der ehemaligen Ovarialwand umgebenen Testislamellen deutlich zu erkennen. Spermiogenese findet zu dieser Lebenszeit noch nicht oder nur vereinzelt statt, weshalb die Lumina der Tubuli und die sich anschließenden wandständigen Lekunen spermienfrei erscheinen.

3.2.1.3. Primärtestis

Etwa 1/3 aller untersuchten *Thalassoma pavo* besitzen einen Gonadentyp, der vermutlich bereits während der Larvalentwicklung eindeutig männlich determiniert ist und der als solcher auch zeitlebens erhalten bleibt.

Sowohl bei den wenigen, im Untersuchungsmaterial vorhandenen juvenilen ♂, als auch den während der Ruhephase oder auch der Laichzeit gefangenen ♂ läßt sich dieser als "P r i m ä r t e s t i s" bezeichnete Gonadentyp zumindest mikroskopisch von dem, aus einem zuvor funktionellen Ovar hervorgegangenen Sekundärtestis eindeutig unterscheiden.

So zeigen Querschnittserien im cranialen Bereich A - C (vgl. Abb. 6, S.17), daß die paarigen, zumeist asymmetrisch ausgebildeten Testisschenkel mit bogen- bis nierenförmigem Querschnitt von fertilem Gewebe erfüllt sind. Primärtestes weisen also kein zentrales Lumen auf. Auch bei gelegentlich auftretenden Einfaltungen läßt sich erkennen, daß jeder einzelne Testisschenkel lückenlos von einem einschichtigen Pflasterepithel umkleidet ist. Eine zusätzliche Umhüllung - vergleichbar der ehemaligen Ovarialwand bei den Sekundär-♂ - gibt es beim Primärtestis nicht.

Besonders im cranialen Bereich werden beide Testisschenkel von Blutgefäßen begleitet, die zumeist in der medianen Wand verlaufen. Weiter caudalwärts verzweigen sich diese Gefäße und dringen mit Kapillaren tief in das Testisgewebe ein. Dieses ist durch Bindegewebsstreifen in Ampullen unterteilt, in denen neben zahlreichen Spermatogonien (Abb. 34) auch Nester verschiedener Spermatogenesestadien anzutreffen sind. Spermiogenese war bei den im Frühjahr gefangenen ♂ erst ganz vereinzelt zu beobachten. An den medianen Seiten der Testisschenkel werden in zunehmender Zahl feine Kanäle angeschnitten, deren Lumina leer erscheinen (Abb. 34).

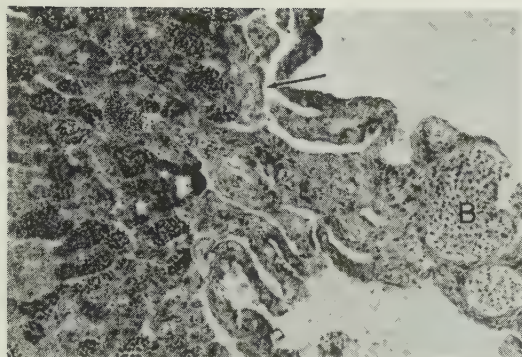


Abb. 34
Testisquerschnitt
(Ausschnitt) im Bereich
B/C des Primär-♂ 14

SL : 82 mm

Fix : 6.4.68

→ Tubuli
100 µm

Diese größeren Tubuli scheinen sich zu verzweigen und wieder zu sammeln, wobei zunehmend Septen auftreten. Schließlich trennen sich diese Gänge vom fertilen Gewebe deutlich ab und nehmen an Durchmesser zu. Durch Annäherung der beiden Gonadenschenkel in der Medianen vereinigen sich linkes und rechtes Kanalsystem zu einem einheitlichen medianen Gang, dem Vas deferens. Im Querschnitt erscheint der hier beginnende Spermiduct - durch bindegewebsartige Falten und Septen stark aufgegliedert - wie ein schwammiges Rohr (Abb. 35).



Abb. 35
Testisquerschnitt im Bereich
D/E des Primär-♂ 107

SL : 91 mm

Fix : 21.4.68

0,5 mm

Ob das Vas deferens des Primär-♂ allerdings eine eigene Bildung darstellt oder nach FELIX & BÜHLER (1906) als extratestikulärer bzw. epigonaler Abschnitt der Gonade anzusehen ist, ließ sich wegen des Fehlens juveniler Fische nicht klären.

Bei im Sommer gefangenen Primär-♂♂ mit stark angeschwollenen Testes zeigen Querschnittsbilder, daß Ampullen und Hodenkanälchen von reifen Spermatozoen weitgehend erfüllt sind (Abb. 36). Kleinere Spermogoniennester sind überwiegend nur noch in den peripheren Bereichen der Gonade zu beobachten und sind dort den die Testes unterteilenden Bindegewebssträngen angelagert.

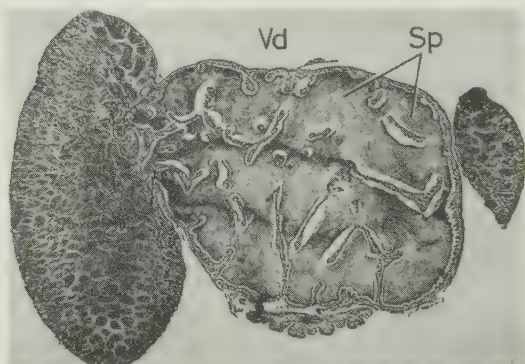


Abb. 36

Testisquerschnitt im
Bereich F des Primär-♂
Nr. 310

SL : 103 mm

Fix : 8.9.68

1 mm

Abschließend bleibt zu erwähnen, daß in den Primärtestes keine Zellen oder Zellverbände aufgefunden wurden, die als interstitielle Zellen angesprochen werden konnten. Die gelegentlich anzutreffenden "brown bodies" werden als Reste des jahreszyklisch degenerierenden fertilen Gewebes angesehen (vgl. S.35).

In die Regressionsphase eintretende ♂ - vermutlich beginnt diese erst im Spätherbst - an denen vielleicht die Entstehung der männlichen "brown bodies" hätte verfolgt werden können, standen nicht zur Verfügung.

Daher kann auch keine Aussage darüber gemacht werden, wann und wie im männlichen Geschlecht der Abbau der Spermatozyten bzw. Spermatiden beim

Übergang zur Regressionsphase erfolgt. Jedoch ist anzunehmen, daß der Spermatozytenabbau, ähnlich wie für den Stichling *Eucalia inconstans* beschrieben (RUBY & McMILLAN 1970), ebenfalls durch Phagozyten beschleunigt wird.

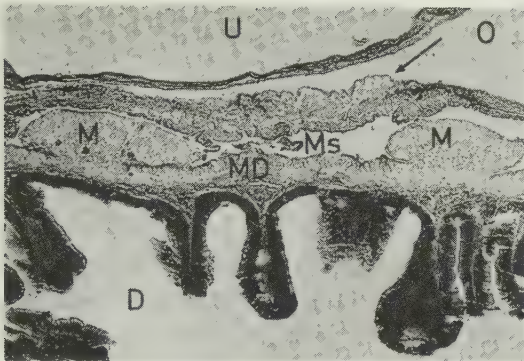


Abb. 38

Erste Anzeichen des Oviductwulstes in der ventralen Oviductwand (→), darunter Abspaltung des Längsmuskelpaares von der äußeren Ringmuskelschicht des Darmrohres (Bereich H).

♀ 83 c

0,5 mm

Dieser Oviductwulst wird von einem kernreichen kollagenen Bindegewebe gebildet und zum Lumen hin von einem einschichtigen, mehrzeiligen Epithel begrenzt, das sich als sehr variabel erweist; bei im Frühjahr gefangenen ♀♀ sind diese Epithelzellen flach bis kubisch, zu Anfang des Sommers leicht flaschenförmig (vgl. Abb. 17, S.36) und zur Laichzeit sind insbesondere an der Wulstoberfläche aber auch an der Innenseite der dorsalen Oviductwand ca. 40μ lange, pseudopodienartige Zellfortsätze (so genannt in Anlehnung an SMITH & ATZ 1969) ausgebildet (Abb. 39).

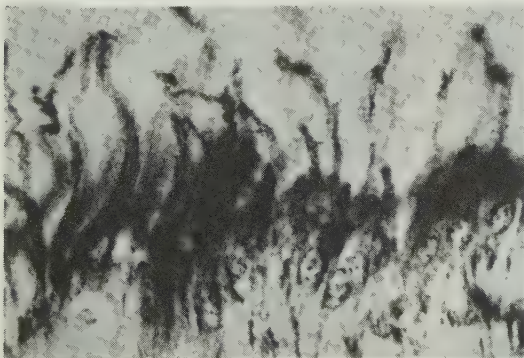


Abb. 39

Mehrzeiliges Oberflächenepithel des Oviductwulstes beim ♀ 132, das kurz vor dem Abbläuen stand (vgl. hierzu Abb. 18, S.37, einen Ovarialquerschnitt desselben Tieres).

20 μ m

Nach dem Abbläuen erfolgt die Rückbildung des "Pseudopodienepithels" [vgl. PHILIPPI (1908) und FRIESS (1933)] sehr rasch, so daß dessen Entwicklungsstufe unabhängig vom Reifezustand der Oocyten zur unge-

führen Bestimmung des Abblanchtermins herangezogen werden kann.

Bei juvenilen ♀♀ - darunter auch solchen, bei denen die Oocytenreifung fast abgeschlossen war, aber dennoch kein Abblanch erfolgte (adoleszenten ♀♀) - hatte sich auch im Sommer kein "Pseudopodienepithel" im Oviduct ausgebildet.

Etwa in jenem Bereich, wo sich der Oviductwulst erhebt, spaltet sich von der äußeren Ringmuskelschicht des Darmrohres (und daher ebenfalls mit glatter Muskulatur) ein Längsmuskelpaar ab, das den Endabschnitt des Oviducts zunächst begleitet (vgl. Abb. 37/38). Häufig entsteht hierbei der Eindruck, daß der caudoventrad abbiegende Oviduct von dem ebenfalls in caudo-ventraler Richtung weiterziehenden Längsmuskelpaar eng umfaßt wird. Der in das Oviductlumen inzwischen hineinragende Wulst und die sich lateral anschmiegenden Längsmuskelstränge bestimmen weitgehend Form und Aussehen des Oviducts, dessen Lumen auf Querschnitten aus diesem Bereich häufig umgekehrt - U - förmig erscheint, vgl. Abb. 40.

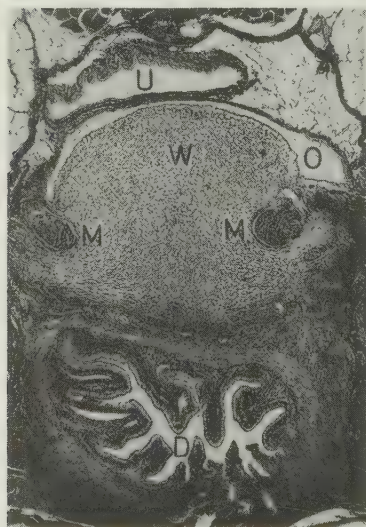
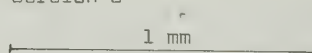


Abb. 40

Querschnitt durch den Oviduct des im Frühjahr gefangenen ♀ 51, Bereich J



Nach der Ausbildung des Oviductwulstes und dem Abheben der Längsmuskeln vom Darm erfolgt eine weitgehende Verkürzung der Mesenterien zwischen der ventralen Oviductwand und dem Darmdach. Ein von der Subcutis sich ausbreitender und mit Muskelfasern durchsetzter Bindegewebsring umfaßt schließlich die Urethra (bzw. Harnblase) und Oviduct mit Oviductwulst, einschließlich des sich ventral anschließenden Enddarms (Abb. 40). Von diesem Bindegewebsring umgeben und zwischen dem Längsmuskelpaar eingeschlossen, läßt sich das Oviductlumen selbst nur noch eine kurze Strecke weiter verfolgen. Der O v i d u c t e n d i g t b l i n d in etwa jenem Bereich, wo der dem Oviduct dorsal anliegende Harnleiter zwischen den parallelen Längsmuskeln zur Ventralseite hindurchdringt. In dem verbleibenden, zwischen Urethra und Rectum eingeschobenen Bindegewebe sind bei keinem der im Frühjahr gefangenen ♀♀ Spuren einer Geschlechtsöffnung - keine Vernarbungen und auch keine Bildungen, die auf die Präformation eines Genitalporus hindeuten - festzustellen (Abb. 41).

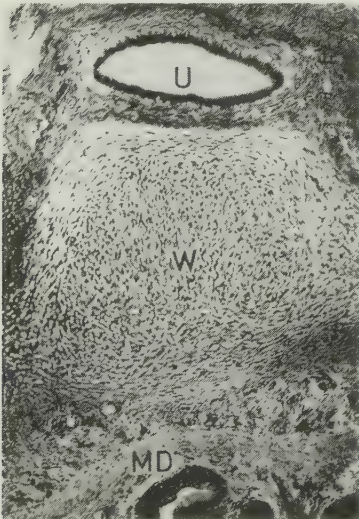


Abb. 41

Querschnitt durch den Oviductwulst des im Sommer gefangenen ♀ 394, Bereich L/M - Verschuß des Oviductlumens.

200 μ m

Zur Frage der Ausmündung des Eileiters war auch aus dem im Sommer fixierten Material kein weiterer Aufschluß zu gewinnen, da dieses Problem zu spät erkannt und nur wenige vollständige Schnittserien im Anusbereich angefertigt wurden. Bei den wenigen Präparaten, bei denen im Bindegewebe zwischen Anus und Papille Risse anzutreffen waren, läßt sich ein beim Schneiden entstandener Artefakt nicht ausschließen. Es kann jedoch als sicher gelten, daß das Bindegewebe zwischen Anus und Urethrapapille im Augenblick des Abblaus aufreißt und anschließend rasch wieder verheilt.

[Eine nur temporär ausgebildete Geschlechtsöffnung scheint bei Teleostiern mit zyklischer Laichperiode der Regelfall zu sein; vgl. hierzu BRAUNGART (1951), BULLOUGH (1942), HAYASHI (1969), HYRTL (1950), JÜNGERSEN (1889), LICKTEIG (1913), PARKER (1942), PETERS & MÄDER (1964), RAUTHER (1954), STOLK (1950), VAN DEN BROEK (1933), WEISHAUP (1925), YAMAMOTO, T.S. (1963) u.a.]

Während die Urethra zwischen dem in caudal-ventraler Richtung weiterziehenden Längsmuskelpaar hindurchtritt und sich der Körperoberfläche zuwendet, erhält diese durch Einfaltungen in der Wand einen etwa sternförmigen Querschnitt. In dieser Form tritt die Urethra in die Papille ein und wird dort von einer häufig nicht vollständig geschlossenen Ringmuskelzone mit radialen und transversalen Fasern sowie einem inneren, lockeren und einem äußeren, festen Bindegewebsgürtel umfaßt. Bezeichnungen nach EGGERT (1931), [vgl. auch Ulmann (1923 b)]. Dem äußeren, festen Bindegewebsring liegt als Abschlußgewebe die für die Fischhaut typische, an Schleimdrüsen reiche Epidermis auf (Abb. 42/32).

Im caudalen Bereich des Analfeldes nähert sich das Längsmuskelpaar weiter der Subcutis, wobei noch häufig zwischen den in ihrem Durchmesser langsam abnehmenden Muskeln das caudale Ende der Leibeshöhle angeschnitten wird, das in diesem Bereich frei von Organen ist (Abb. 42).



Abb. 42
Dorsoventrad geführter Querschnitt durch den caudalen Bereich M/N des Analfeldes des ♀ 51 (Azanfärbung).

1 mm



Abb. 43
Querschnitt durch die Urethralpapille des ♀ 48, Bereich N/O (Azanfärbung).

200 μ m

Während die Leibeshöhle blind endet und durch ein schwammiges Bindegewebe ersetzt wird, nähern sich die Längsmuskelstränge einander und verlieren nach und nach ihren muskulären Charakter (was durch die Azanfärbung recht deutlich wird). Beide Muskelstränge, die in Sehnen auslaufen, inserieren in der Regel an der Basis des relativ langen, craniodorsal verlaufenden ersten Flossenstrahlträgers (Radiale) der Analflosse (vgl. Abb. 44).

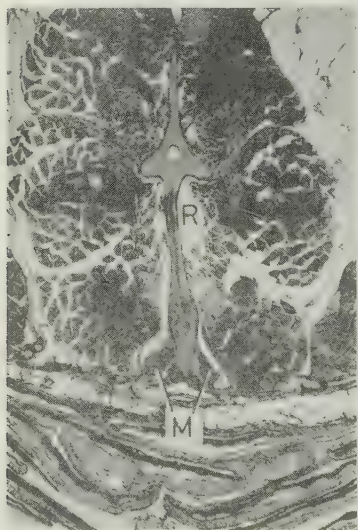


Abb. 44

Cranio-dorsoventrad geführter Querschnitt durch den caudalen Bereich O des Analfeldes beim ♀ Nr. 51 (Azanfärbung) - Insertion des Muskelpaares am Flossenstrahlträger.

0,5 mm



Abb. 45

Angeschnittenes Knorpelgelenk zwischen Flossenstrahlträger und dem 1. Analflossenstrahl beim ♀ Nr. 51 (Azanfärbung)

0,5 mm

In einigen Fällen war zu beobachten, daß die Längsmuskeln bzw. die entsprechenden Sehnen auch an einzelnen Elementen eines kompliziert gebauten Gelenkapparats inserieren, der zwischen Flossenstachelstrahl und Flossenstrahlträger vermittelt (Abb. 45). Wie die nachfolgende Röntgenaufnahme (Abb. 46) zeigt, [vgl. hierzu BONHAM & BAYLIFF (1953), GOSLINE

(1948), MILLER (1957), SCHINZ & PEYER (1934) u.a.], besteht eine direkte Gelenkverbindung nur zwischen den beiden ersten Flossen-hartstrahlen und den entsprechenden Flossenstrahlträgern. Die Weich-strahlen sowohl der Dorsalis als auch der Analis stehen dagegen nicht in unmittelbarem Kontakt mit den Radialia. Konstruktion und Funktion dieses Gelenkapparates in Verbindung mit dem daran inserie-renden Längsmuskelpaar konnte vorläufig nicht näher untersucht werden.

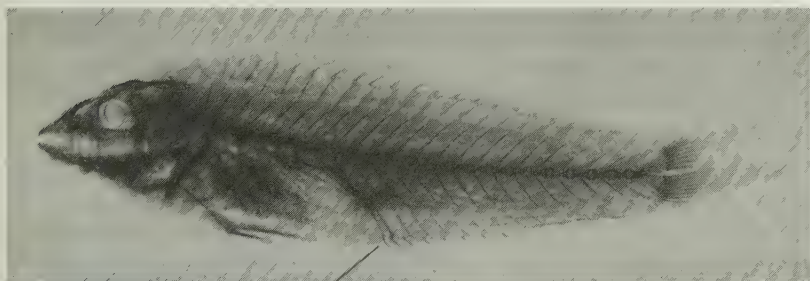


Abb. 46

Röntgenaufnahme eines Thalassoma-Pracht-♂ (nat.Gr.)

Wie aus taxonomischen Untersuchungen und auch der oben gezeigten Röntgenaufnahme hervorgeht, traf bei der Mehrzahl der hier unter-suchten Thalassoma die Flossenformel A II/11 zu (vgl. auch Abb. 1, S. 9). Ein dritter Hartstrahl war selten und dann zumeist nur noch als Rudiment erkennbar. Diese Variabilität im Knochenbau der Tiere scheint demnach auch die Ursache der unterschiedlichen Insertion des Längsmuskelpaares zu sein.

[Aus diesem Grunde möchte ich auch der nachfolgenden Erklärung von CAPORIACCIO (1921) "Il primo raggio duro della A, épiccolissimo, quasi del tutto nascosto nella pelle, anche gli altri sono sotti-lissimi" eher zustimmen als der Auffassung von LOZANO (1952):

"A veces el tercer radio espinoso de la anal pierde su consistencia y parece un radio blando". Darüber hinaus fanden diese Unterschiede im Flossenbau auch in der systematischen bzw. faunistischen Literatur Bestätigung: CARUS (1889), GARCIA DEL CID (1924), und GÜNTHER (1862) vermerkten zwei Stachelstrahlen in der Analis von Thalassoma; BINI (1968), BLANC & BAUCHOT (1960), DIEUZEIDE & NOVELLA (1955), FOWLER (1936), LOWE (1840) und QUIGNARD (1966) beschrieben drei Stachel-strahlen.]

3.2.2.2. Umwandlung des Oviducts zum sekundären Spermiduct und der Urethralpapille zur Urogenitalpapille

Die beginnende Ovaratresie bei großen, nicht verlaichten ♀♀ ist nicht unbedingt das erste Anzeichen für den unmittelbar bevorstehenden Geschlechtswechsel. Früher noch sind auffällige Veränderungen am Oviductwulst zu beobachten, die die Umwandlung des Oviducts zum sekundären Spermiduct einleiten. Während das Oviductwulstepithel bei laichreifen ♀♀ "pseudopodienartige" Fortsätze ausbildet, die nach dem Ablachen wieder rasch reduziert werden, wird bei diesen ♀♀ das "Pseudopodienepithel" nur schwach, häufiger aber überhaupt nicht ausgebildet. Zudem erfolgt eine als Vakuolisierung gedeutete Veränderung der subepithelialen Zellagen an der Oviductwulstoberfläche, mit der auch eine Vermehrung und Vergrößerung der im Oviductwulst-Bindegewebe vorhandenen Blutgefäße erkennbar wird (Abb. 47/48).



Abb. 47

Abhebung des Oviductwulstepithels beim ♀ 281 als sicheres Anzeichen für den bevorstehenden Geschlechtswechsel.

200 µm

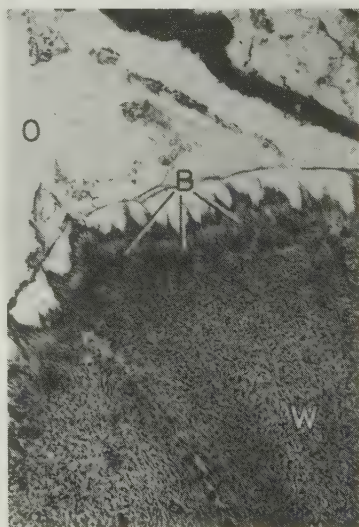


Abb. 48

Oviductwulstoberfläche des ♀ 275, bei dem der Geschlechtswechsel unmittelbar bevorstand. Vgl. die Abb. 24, S.44 von demselben Individuum.

200 µm

Entsprechend der individuellen Vielfalt bezüglich der Form und der ebenfalls variablen Oberfläche des Oviductwulstes erfolgt auch die Neudifferenzierung des Spermiducts in sehr unterschiedlicher Weise: Bei einem Teil der Individuen bleibt die während der Regressionsphase glatte Oviductwulstoberfläche - trotz weitgehender Follikelreifung vor Beginn der Sexualinversion - als solche erhalten (vgl. Abb. 47), bei anderen ♀♀ wiederum hatte die Ausbildung des "Pseudopodienepithels" eingesetzt und wurde vermutlich erst nach der Vakuolisierung der subepithelialen Zellagen abgebrochen (vgl. Abb. 48).

Durch diese Vakuolenbildung wird offenbar eine Ablösung bzw. Anhebung des Oviductwulstepithels vorbereitet. Denn bei der Untersuchung von Oviductquerschnitten jener Fische, die aufgrund der in der Gonade bereits weit fortgeschrittenen Sexualinversion als "frühe" Sekundär-♂ angesprochen werden mußten, wird deutlich, daß sich im Verlauf der weiteren Differenzierung tatsächlich mehrere Zellagen der Oviductwulstoberfläche abheben. In unregelmäßigen Abständen bleiben diese jedoch durch Gewebebrücken noch mit dem eigentlichen Wulst verbunden. Auf entsprechenden Querschnitten werden so Lakunen erkennbar (vgl. Abb. 49a/b), die - wie vollständige Schnittserien zeigen - mit jenen Lakunen in Verbindung stehen, die sich bei "frühen" Sekundär-♂ in der ehemaligen ventralen Ovarialwand gebildet hatten. Nach und nach bilden sich in den dorsalen und lateralen Oviductwänden ebenfalls einige Lakunen aus. Diese weisen jedoch einen geringeren Querschnitt auf als jene, die im ventralen Bereich entstanden sind (Abb. 50). Alle diese Gänge stehen mit dem neugebildeten Lakunensystem in der ehemaligen Ovarialwand in Verbindung und sind an der Spermienableitung beteiligt (Abb. 50). Fast bei allen im September gefangenen "frühen" Sekundär-♂ war das neuentstandene testikuläre Gewebe bereits voll funktionstüchtig, so daß reife Spermien in diesem Lakunensystem vordringen konnten.

Nur ausnahmsweise waren Spermien auch im ehemaligen Oviductlumen anzutreffen. (Ursache hierfür sind vermutlich Organschädigungen durch Nematoden.)

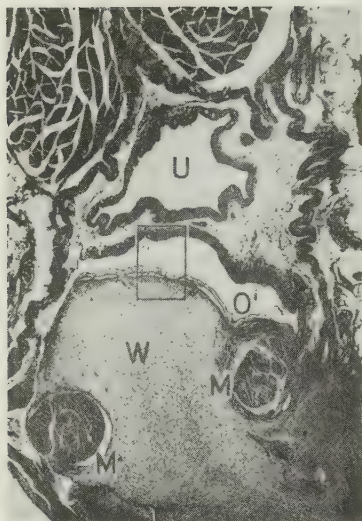


Abb. 49a

Querschnitt durch das Urogenitalsystem des "frühen" Sekundär-♂ 355 im Bereich I/J.

SL : 96 mm

Fix : 16.9.68

0,5 mm

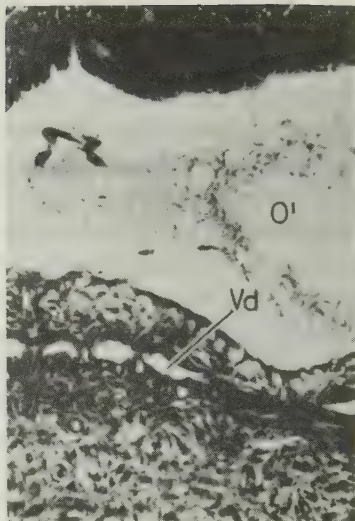


Abb. 49b

Ausschnitt aus Abb. 49a

50 µm

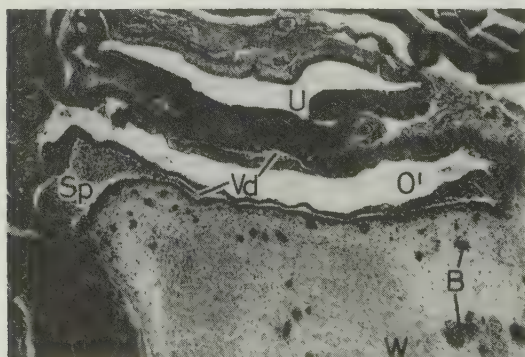


Abb. 50

Neuentstandener Spermiduct beim "frühen" Sekundär-♂ Nr. 322

SL : 124 mm

Fix : 13.9.68

300 µm

In der Auswertung der Querschnittserien von "frühen" Sekundär-♂ weiter caudalwärts fortschreitend wird erkennbar, daß sich die ringförmig angeordneten Lakunen in der ehemaligen Oviductwand und dem Oviductwulst etwa dort zu einem Rohr vereinigen, wo früher beim ♀ der Oviduct blind endigte. Nach bzw. noch während der Sexualinversion selbst kommt es unmittelbar ventral der Urethra zur Neudifferenzierung des distalen Spermiducts: In dem in dieser Entwicklungsphase reich durchbluteten Bindegewebe zwischen Urethra und Rectum entsteht ein Lakunensystem, das sich bis in die ebenfalls stark vaskularisierte Urethralpapille hinein vorschiebt (Abb. 51). Durch Vereinigung dieser Lakunen und Trennung des zunächst noch zusammengefalteten Spermiductepithels in der Papille entsteht ein zunächst glattwandiges Rohr, in dem Spermien bereits abgeleitet werden können (Abb. 52). So kann bei im September gefangenen "frühen"

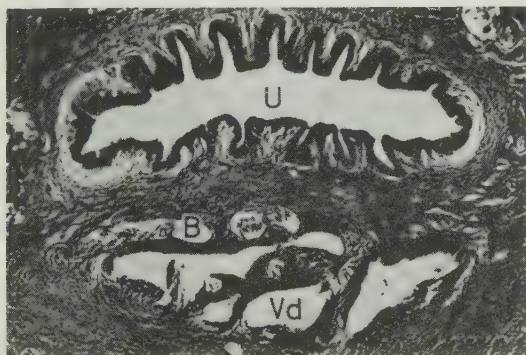


Abb. 51

Neudifferenzierung des zunächst lakunenförmigen Spermiducts beim "frühen" Sekundär-♂ 307 Bereich L/M.

SL : 123 mm

Fix : 8.9.68

100 µm

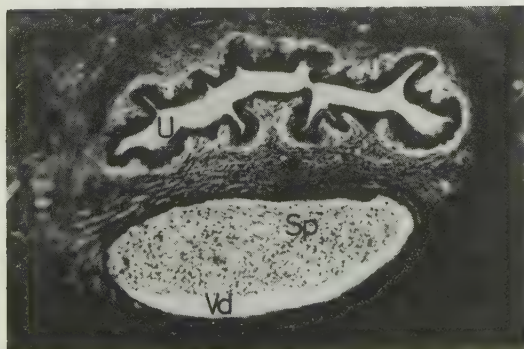


Abb. 52

Weiterentwicklung des Lakunensystems zum glattwandigen Rohr, das hier bereits von Spermien erfüllt ist. Sek.-♂ 300, Bereich L/M

SL : 104 mm

Fix : 8.9.68

100 µm



Abb. 53

Querschnitt durch die Urogenitalpapille des "frühen" Sek.-♂ 347, Bereich N

SL : 107 mm

Fix : 16.9.68

Ein Lumen im neugebildeten Spermiduct (Vd) ist noch nicht zu erkennen.

200 µm

Sekundär-♂ auch schon Sperma abgestreift werden. Wie allerdings aus Tab. 6, S. 27 und auch Freiwasserbeobachtungen hervorgeht, können die jetzt geschlechtsreifen Sekundär-♂ zu dieser Jahreszeit nicht mehr mit ♀♀ ablaichen, da diese in der Regel bereits Ende August in die Regressionsphase eingetreten sind.

Die soeben dargestellte Entwicklung des sekundären Spermiducts bei "frühen" Sekundär-♂ läßt sich auch aus Querschnittserien "älterer" Sekundär-♂ meist noch zweifelsfrei rekonstruieren: Im epigonalen Abschnitt des Sekundärtestis bleibt das ehemalige Oviductlumen zeit lebens erhalten, ist allerdings ohne besondere Funktion. Die Geschlechtsprodukte werden von dem ringförmigen Lakunensystem abgeleitet, das sich in der ehemaligen Ovarialwand gebildet hat und im ventralen Bereich deutlich stärker ausgebildet ist als lateral oder dorsal (vgl. Abb. 54/55).

REINBOTH hat bereits 1962 darauf hingewiesen, daß eine genauere Untersuchung der Geschlechtsausführgänge zur sicheren Unterscheidung von Primär- und Sekundär-♂ unerlässlich ist.

In nachfolgenden Querschnittserien "älterer" Sekundär-♂ fällt eine inzwischen erfolgte weitgehende Reduktion des ehemaligen Oviductwulstes auf, der durch weitleumige, von Septen und Einfaltungen durchzogene Lakunen ersetzt wurde. Durch die dorsoventrale Abflachung des Spermiducts kommt es zu einem weitgehenden Verschluß des ehemaligen Oviductlumens (vgl. Abb. 55).

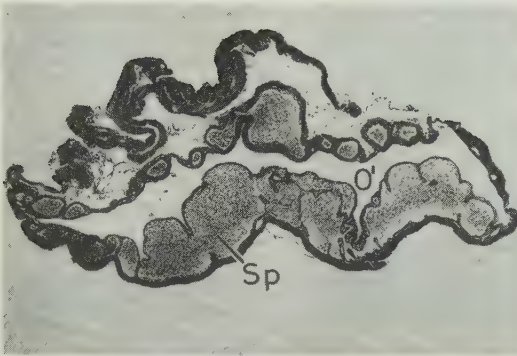


Abb. 54

Spermiduct des fließ-
reifen Sek.-♂ Nr. 155
im Bereich F/G.

SL : 153 mm

Fix : 4.8.68

1 mm

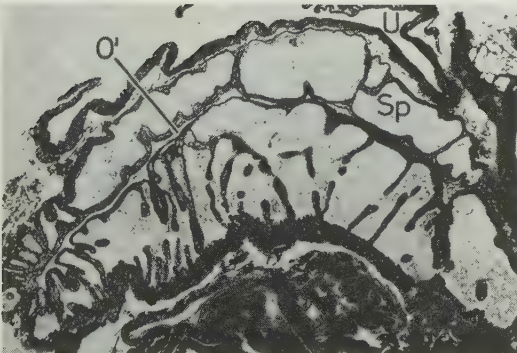


Abb. 55

Spermiduct des fließ-
reifen Sek.-♂ Nr. 155 a
im Bereich I/J.

SL : 123 mm

Fix : 25.7.68

Verschluß des ehe-
maligen Oviduct-
lumens (O'), Auflösung
der Lakunenwände im
Bereich des ehemaligen
Oviductwulstes.

0,5 mm

Die zunächst noch erhaltene Trennwand zwischen den dorsalen und ventralen Lakunen des Spermiducts wird bald vielfach durchbrochen (vgl. Abb. 56). Etwa in jenem Bereich, wo Urethra und Spermiduct zwischen den, beim Sekundär-♂ unverändert erhaltenen Längsmuskeln zum Analfeld hin abbiegen, kann der Spermiduct eines voll ausdifferenzierten Sekundär-♂ nicht mehr von dem eines Primär-♂ unterschieden werden (vgl. die Abb. 57 mit 63 bzw. 59 mit 61). Die Oberflächenstruktur der Urogenitalpapille des Sekundär-♂ (Abb. 58) jedoch entspricht wieder weitgehend derjenigen der weiblichen Urethralpapille.



Abb. 56

Spermiductquerschnitt
beim Sekundär-♂ Nr.
122 im Bereich J/K
(vgl. Abb. 59/60)

Die frühere Trennwand
zwischen dorsalen und
ventralen Lakunen ist
noch schwach erkennbar
(→).

0,5 mm



Abb. 57

Spermiductquerschnitt beim
Sekundär-♂ Nr. 122, Bereich
L (vgl. Primär-♂, Abb. 63,
S. 77).

1 mm

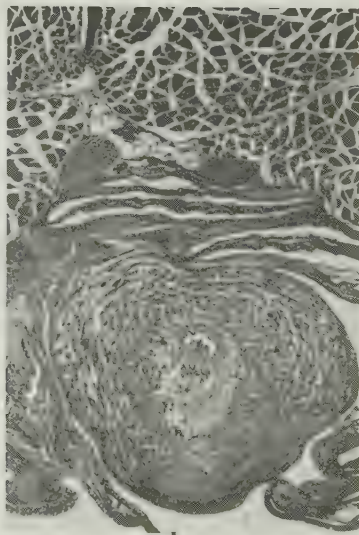


Abb. 58

Urogenitalpapille des
Sekundär-♂ Nr. 122

1 mm

Ein Vergleich der schematischen Darstellungen medianer Längsschnitte durch die Anal-Genitalregion von ♀♀ (vgl. Abb. 37), Primär-♂♂ (Abb. 61) und Sekundär-♂♂ (Abb. 59) sowie entsprechenden, einander gegenübergestellter Querschnitte (Abb. 60), verdeutlicht nochmals die Entstehung des sekundären Spermiducts.

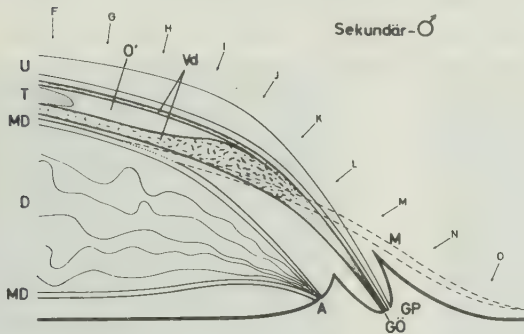


Abb. 59

Medianer Längsschnitt durch die Anal/Genitalregion eines Sekundär-♂.

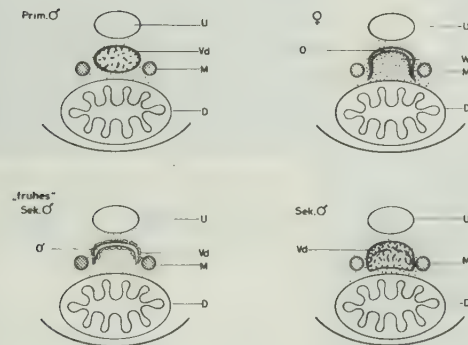


Abb. 60

Vergleichende Darstellung der Ausführgänge von Primär-♂, ♀, "frühem" Sek.-♂ und Sekundär-♂

(Schematisierte Querschnitte im Bereich J/K, vgl. o.)

3.2.2.3. Primäres Vas deferens (Spermiduct)

Das möglicherweise auch als Samenblase funktionierende Vas deferens der Primär-♂ zieht, von den Testisschenkeln abgelöst, als ovales, von Bindegewebesträngen durchzogenes Rohr zwischen Rectum und Urethra in Richtung zur Genitalpapille. Der sich verjüngende Endabschnitt des Spermiducts wird ebenfalls von einem parallel verlaufenden Längsmuskelpaar umfaßt, dessen Insertion, Verlauf und sicher auch Funktion bei beiden Geschlechtern identisch ist (vgl. hierzu S. 62 ff.).

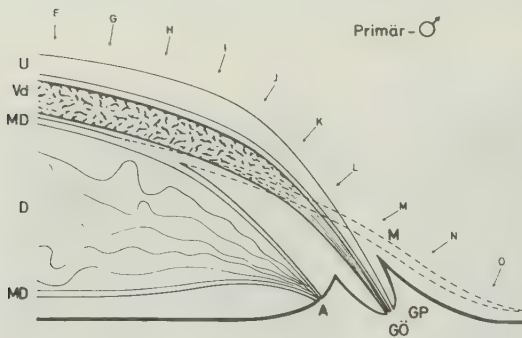


Abb. 61

Medianer Längsschnitt durch die Analregion eines Primär-♂ (schematisiert).

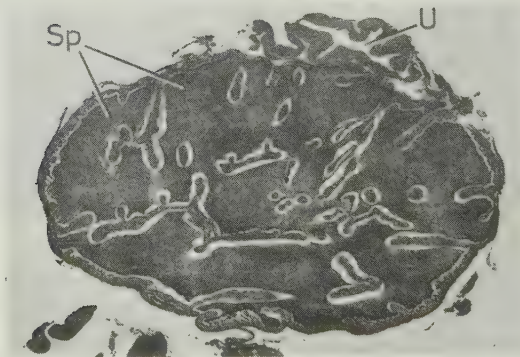


Abb. 62

Querschnitt durch Urethra und Spermiduct (Bereich F) des laichreifen Primär-♂ Nr. 310

SL : 103 mm

Fix : 8.9.68

Der von Bindegewebsfalten und Septen durchzogene Ausführgang ist mit Spermien angefüllt.

1 mm

Während Urethra und Spermiduct zwischen diesen in caudal-ventraler Richtung weiterziehenden Längsmuskeln ventrad abbiegen, treten die Bindegewebsfalten und Septen im Lumen des Spermiducts weitgehend zurück und werden durch feine Lamellen ersetzt. Dergestalt treten Urethra und Spermiduct, beide von einem inneren Bindegewebsring, einer Ringmuskelzone und nochmals einem äußeren Bindegewebsring umgeben, in die Genitalpapille ein.

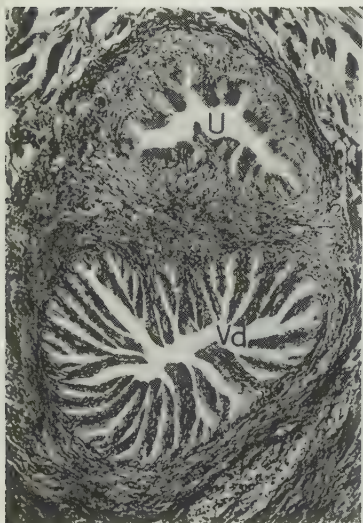


Abb. 63

Querschnitt durch Urethra und Spermiduct des Primär-♂ Nr. 115, Bereich M.

SL : 120 mm

Fix : 25.7.68

200 µm



Abb. 64

Anschnitt der Leibeshöhle des Primär-♂ Nr. 475 im prae-analen Bereich L/M (vgl. Abb. 61)

SL : 53 mm

Fix := 0.7.69

0,5 mm

Bei juvenilen Primär-♂ (50 - 60 mm SL vgl. Tab. 4, S.25) endet der Spermiduct blind, und zwar ebenso wie beim ♀ in etwa jenem Bereich, wo dieser Ausführgang zwischen den beiden Längsmuskeln hindurch nach der Ventralseite hin abbiegen würde. Bei juvenilen ♂ wird also zunächst - wie auch bei allen ♀ - nur eine Urethralpapille angelegt.

Die weitere Differenzierung des distalen Abschnitts des primären Vas deferens - Anlage des Ductus, Durchbrechen der Geschlechtsöffnung, spätere Auskleidung des Ganges mit feinen Lamellen etc. verläuft beim juvenilen Primär-♂ ebenso wie die Anlage des distalen sekundären Spermiducts während der Geschlechtsumwandlung. Ein noch relativ glattwandiger Spermiduct - wie z.B. beim Tier Nr. 475/ Abb. 64 - läßt darauf schließen, daß der Ausführungsgang erst kurz zuvor gebildet worden war.

Im Gegensatz zur relativ glatten Oberfläche der Papille bei ♀♀ und Sekundär-♂♂ (vgl. Abb. 43, 53 und 58), weist die Urogenitalpapille der Primär-♂ eine durch Falten und Zotten stark vergrößerte Oberfläche auf (Abb. 65). Hierdurch könnte eine Möglichkeit gegeben sein, künftig in vivo sowohl ♀♀ von Primär-♂♂ als auch Primär-♂♂ von Sekundär-♂♂ zu unterscheiden.



Abb. 65

Querschnitt durch die Spitze der Urogenitalpapille beim Primär-♂ Nr. 98.

SL : 118 mm

Fix : 20.4.68

200 µm

Bei keinem der untersuchten Thalassoma (♀♀ oder ♂♂) fanden sich irgendwelche akzessorische Drüsen im Bereich der Geschlechtsausführungsgänge.

Abgesehen von den hypertrophierten Epithelzellen des Oviductwulstes (vgl. Abb. 47 und 48) kurz vor der Neudifferenzierung des sekundären Spermiducts, waren in den Ausführungsgängen auch keine Drüsenepithelien oder auch einzelne Zellen zu entdecken, die befähigt schienen, Sekrete zu bilden oder abzugeben.

3.3. Hormonphysiologische Versuche

3.3.1. Kastration

Obgleich bei keinem der im Jahre 1968 untersuchten Thalassoma-Testes Zellen oder Zellverbände (z.B. interstitielle Zellen oder "lobule boundary cells") mit möglicher hormonphysiologischer Aktivität nachgewiesen werden konnten, bestand Veranlassung, die möglichen Auswirkungen einer Gonadektomie auf das Farbkleid der Pracht-♂ zu untersuchen.

So wurden im Sommer 1969 an über 80 Thalassoma-♂ mit Pracht- oder Übergangsfärbung Kastrationsversuche vorgenommen. Diese Versuche waren insgesamt wenig erfolgreich, da nur einige der total kastrierten ♂ die Operation länger als einen Monat überlebten. Neben technischen Gründen (mangelhaften Beleuchtungs-, Lüftungs- und Filteranlagen), die vermutlich eine erhöhte Infektions- und Vergiftungsgefahr in den ohnehin überbesetzten und - was unvermeidlich war - mit schmutzigem Hafenwasser gefüllten Plastikbehältern bewirkten, ergaben sich auch andere, unvorhersehbare Probleme: So putzten kleinere (hormoninjizierte) Thalassoma, die aus räumlichen Gründen zusammen mit den Kastraten gehalten werden mußten, ihre Artgenossen und verursachten so durch "Fädenziehen" und Picken an den Wunden zahlreiche Ausfälle. Insbesondere dieses (auch im Freiwasser) zu beobachtende Putzerverhalten sowie aktives Scheuern der Wunden wird auch bei den in geringerer Zahl angestellten Freiwasserversuchen - Wiederaussetzen individuell markierter Kastraten im Biotop - als Grund für den totalen Verlust dieser Versuchstiere angesehen. Bei Fischen, die die Gonadektomie länger als 6 Wochen überlebten, wurde bei späterem Ableben derselben deren Leibeshöhle sorgfältig nach Regeneraten abgesucht. Das häufige Vorkommen von Testisregeneraten und die somit erwiesene Schwierigkeit einer totalen Kastration wird auf den starken Nematodenbefall zurückgeführt, unter dem fast alle größeren Thalassoma leiden. Durch die Eigenbewegung der bei 0,5 - 1 mm Ø bis zu 20 cm (!) langen Nematoden werden abgefressene, regenerationsfähige Testispartikel offenbar in der Leibeshöhle der Fische verstreut, zumindest kann derartige später aus der Lage solcher Regenerate geschlossen werden. (Es ist

zu bemerken, daß alle erreichbaren Parasiten anlässlich der Testisektomie ebenfalls entfernt wurden.)

Nur eines der, wie sich später zeigte, offenbar total kastrierten Pracht-♂ überlebte im Aquarium (in Mainz) längere Zeit (Kastration am 24.6.69, † am 19.8.1970). Ein ein Jahr nach der Kastration aufgenommenes Foto dieses Versuchstieres (Abb. 66) zeigt, daß alle Farben stark verblaßt und insbesondere die Melanophoren in den Pectoralen weitgehend reduziert waren. Aus der festgestellten Längenzunahme zwischen dem 34.6.69 (SL/TL / 122/147 mm) und dem 19.8.70 (SL/TL : 128/155 mm) wird nicht ersichtlich, daß die äußeren Flossenstrahlen der Caudalis erheblich verkürzt und der Fischschwanz bald nach der Kastration (wie auch bei anderen Kastraten beobachtet) in etwa den winterlichen Zustand erreicht hatte (vgl. Tab. 2, S.23).

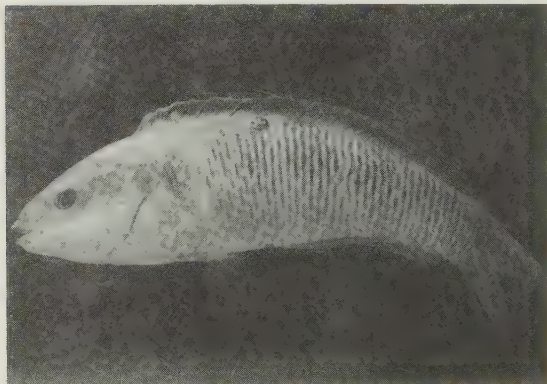


Abb. 66

Primäres Thalassoma-
Pracht-♂, ein Jahr nach
der Kastration.
Kastrat Nr. 20 vom 24.6.69
(SL : 122 mm), † am
19.8.1970

SL : 128 mm

Diese Veränderungen bei den Kastraten (hier insbesondere auch das Verblässen der blauen Querbande) können jedoch nicht einwandfrei als Folgen der Kastration angesehen werden. Wie ein Vergleich mit anderen über längere Zeit in Gefangenschaft gehaltenen Thalassoma zeigt, sind auch bei diesen Fischen die entsprechenden Farben weitgehend verblaßt und die Schwanzflossen verkürzt (vgl. z.B. Abb. 5, S.15). Dieses unzureichend abgesicherte, vermutlich nur durch umfangreichere Freiwasserversuche verbesserungsfähige Ergebnis führt jedoch zu der Vermutung, daß, abgesehen von der Melanophorenexpansion, die Färbung nicht von in der Gonade gebildeten Hormonen beeinflusst wird.

3.3.2. Testosteroninjektion

3.3.2.1. Vorbemerkungen

Intraperitoneal oder intramuskulär wurden jeweils 0,02 - 0,03 ml Hormonlösung "Testoviron-Depot-Schering" injiziert (ölige Injektionslösung $\hat{=}$ 25 mg Testosteronpropionat + 110 mg Testosteronönanthrat - entsprechend 100 mg Testosteron). Zusätzlich mit individuellen Markierungen versehen wurden 67 so behandelte Th. pavo - Schlichttiere in den Ursprungsbiotop entlassen. Veränderungen am Farbkleid waren auch im Freiwasser gut zu verfolgen, zumal es möglich ist, die Fische aus der Hand mit Seeigeln zu füttern und so aus nächster Nähe zu beobachten. Nach und nach verstarben jedoch so viele Versuchstiere bzw. verloren ihre Markierungen, so daß es nicht möglich war, diese wieder einzufangen, um auch deren Gonaden histologisch zu untersuchen. Weitere Versuchsserien, wobei die Tiere in Plastikbehältern untergebracht waren, wurden sowohl an männlichen als auch an weiblichen Schlichttieren (Geschlechtsbestimmung durch Laichabstreifen) mit insgesamt 81 Tieren wiederholt. (Alle diese Versuche wurden in den Sommermonaten durchgeführt.)

Infolge technischer Mängel und häufiger Infektionen [Entzündungen des Einstichkanals und Leptospiroseninfektionen des Schädels (vgl. QUIGNARD (1968))] kam es zu zahlreichen Ausfällen. Da die Leibeshöhle verstorbener Tiere bald leergefressen wurde und es nicht möglich war, die Behälter dauernd zu überwachen, konnten die Gonaden nicht aller Versuchstiere zur späteren histologischen Untersuchung fixiert werden.

3.3.2.2. Induzierte Veränderungen am Farbkleid

Drei bis fünf Tage nach der Injektion ist bei allen Schlichttieren eine Expansion der Melanophoren, insbesondere in Dorsalis und Anals sowie den Schwanzflossenspitzen festzustellen. Wenige Tage später wird deutlich, daß sich auch bei kleinen Fischen, die normalerweise keine nennenswert ausgezogene Schwanzflossenspitzen aufweisen (vgl. Abb. 1, S. 9), die äußeren Flossenstrahlen der Caudalis im Bereich

der stark pigmentierten Spitzen erheblich verlängern (Abb. 67).

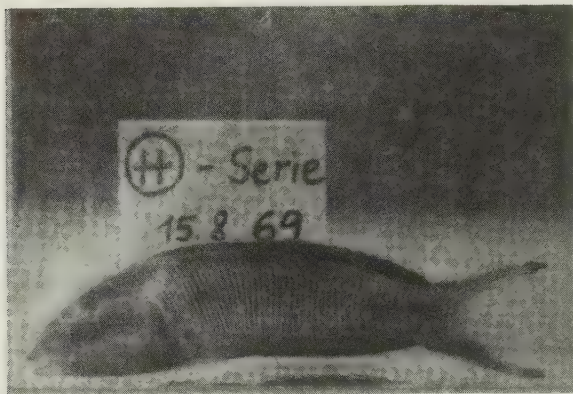


Abb. 67

Thalassoma-
Schlichttier
(♀), 25 Tage
nach einer Testo-
steroninjektion.

SL : 63 mm

Nach 10 Tagen ist bei etwa 70 % der Versuchstiere der schwarze Rückenfleck kaum noch zu erkennen (vgl. Abb. 1 und 67). Bald nimmt die dunkle Pigmentierung im breiten Mittelstreifen der Dorsalis und Caudalis derart zu, daß dieser bald schwarz erscheint. Die ersten beiden Flossenstrahlen der Dorsalis jedoch behalten die zuvor braunrote Färbung bei. Weiterhin kommt es auch bei kleineren Schlichttieren beiderlei Geschlechts zur Melanophorenbildung bzw. Melanophorenexpansion an den Spitzen der Pectoralis. Die äußeren Flossenstrahlen der Caudalis können inzwischen bis zu 12 mm Länge erreicht haben (Abb. 68). Dieses sonst für die Pracht-♂ typische Merkmal wird jedoch nicht selten von anderen Fischen abgefressen, da eine der häufigsten (auch im Freiwasser zu beobachtenden) aggressiven Verhaltensweisen von *Thalassoma* das "In-den-Schwanz-Beißen" ist.



Abb. 68

Weibchen mit Übergangsfärbung - 42 Tage nach einer Testosteroninjektion.

SL : 115 mm,
Schwanzflossenaus-
zug: 10 mm.

Auch eine Wiederholung der Hormoninjektion genau drei Monate nach dem 1. Versuch - durch den langen Aquarienaufenthalt (in Mainz) waren inzwischen die Farben der Fische ohnehin weitgehend verblaßt - erbrachte bei Schlichttieren wiederum nur eine Expansion der Melanophoren in den Pectoralen, besonders aber den unpaaren Flossen. Der inzwischen wieder deutlicher hervortretende schwarze Rückenfleck wurde durch die 2. Injektion ebenfalls wieder verdrängt. Eine Weiterentwicklung zur Prachtfärbung hin war bei kleineren Schlichttieren überhaupt nicht zu erreichen. Nur bei großen *Thalassoma pavo*, bei denen der Farbwechsel ohnehin über kurz oder lang zu erwarten war, konnten schwache Andeutungen des hinter dem Pectoralansatz zu erwartenden türkisblauen Vertikalstreifens erkannt werden (vgl. Abb. 68). Aber auch bei derartigen Tieren konnte durch eine weitere Hormoninjektion keine Weiterentwicklung der bisher erreichten Übergangsfärbung erzielt werden. REINBOTH's (1962a) frühere Versuche zur vorzeitigen Induktion des Farbwechsels bei *Thalassoma pavo* wurden somit weitgehend bestätigt. Nach wie vor bleibt jedoch unklar, weshalb die verschiedenen Labriden, ja selbst so unmittelbar miteinander verwandte Species wie *Thalassoma pavo* und *Thalassoma bifasciatum*, so unterschiedlich auf Testosteroninjektionen reagieren [vgl. auch REINBOTH (1970, 1975a) und ROEDE (1975)]..

Nach 8 - 10 Wochen ließ die Wirkung des Depot-Testosterons offenbar so weit nach, daß auch der bis dahin erreichte Farbwechsel und ebenso der induzierte Schwanzflossenauszug wieder zurückgingen und bald alle Versuchstiere nur noch die blasse "Gefangenschaftsfärbung" zeigten (vgl. Abb. 5, S.15).

3.3.2.3. Hormoninduzierte Veränderungen am Ovar und Oviduct

Soweit sich aus den vorliegenden Ovar-Querschnittserien von Versuchstieren rekonstruieren läßt, sind die Folgen einer Testosteroninjektion bei *Thalassoma*-♀♀ z.T. sehr unterschiedlich. Hierzu muß daran erinnert werden, daß bei normalen, im Sommer gefangen und fixierten ♀♀ ohnehin schon mannigfaltige, individuelle Unterschiede im Reifezyklus bzw. dem vielleicht schon unmittelbar bevorstehenden oder gar schon eingeleiteten, spontanen Geschlechtswechsel zu beobachten waren. So also war schon das Ausgangsmaterial für diese Versuche sehr heterogen. Umfangreichere, auch zu anderen Jahreszeiten durchzuführende Versuche wären daher noch dringend erforderlich.

Vorläufig läßt sich jedenfalls feststellen, daß die Testosteroninjektion bei allen ♀♀ zunächst eine rasche Degeneration des fertilen Gewebes auslöst, wobei Oocyten in fortgeschrittenem Stadium (Dotterbildung) weitaus stärker betroffen werden. Die degenerierenden Gewebemassen bilden dann zahlreiche "brown bodies", die offenbar rasch weiter resorbiert werden (vgl. Abb. 69 und 72).

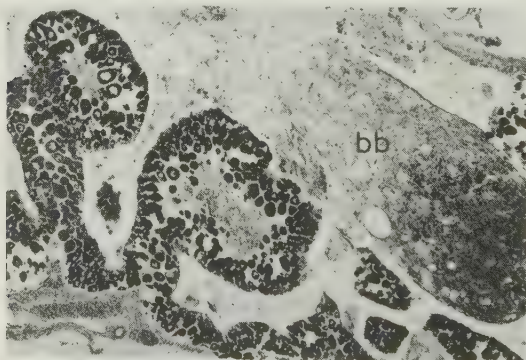
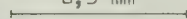


Abb. 69

Ausschnitt aus dem Ovar
eines Versuchstieres 42
Tage nach der Injektion
(HS 1.9.69 A,b - vgl.
Abb.68)

SL : 115 mm

0,5 mm



In der Regel werden bei dieser Degeneration die dem Ovariallumen zugewandten Oocyten innerhalb der einzelnen Ovariallamellen oder auch Oocyten im wandständigen Gewebesaum weniger stark angegriffen bzw. längere Zeit verschont, ähnlich wie dies auch bei Normaltieren zu beobachten war (vgl. Abb. 70, 72, 73).

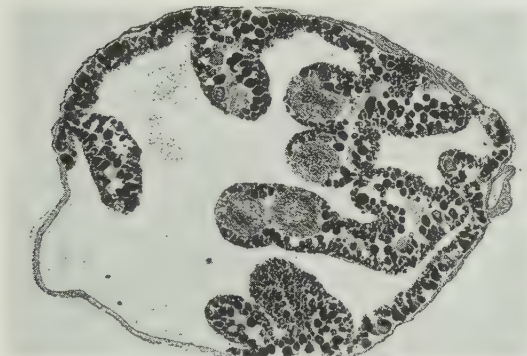


Abb. 70

Linker Ovarschenkel
(Querschnittsbereich B/C)
eines Versuchstieres
30 Tage nach der Injektion.

HS 21.8.69 A a

SL : 96 mm

0,5 mm

Auch entstand der Eindruck, daß vermutlich einige ♀♀ (noch?) in der Lage waren, nach der Degeneration aller größeren Oocyten das ovarielle Gewebe wieder zu regenerieren, ähnlich wie das auch bei noch juvenilen oder auch verlaichten normalen ♀♀ geschieht (vgl. Abb. 19) [vgl. hierzu auch REINBOTH (1963, 1975a)].

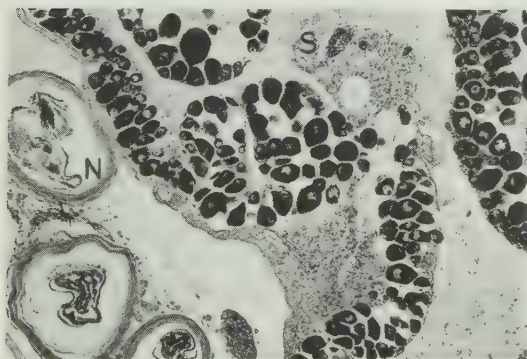


Abb. 71

Ausschnitt aus dem deg.
Ovar eines Versuchstieres
42 Tage nach der
Injektion.

HS 1.9.69 A b

(vgl. Abb. 68)

200 µm

Bei einigen ♀♀ mit zwar degenerierten, doch insgesamt noch relativ intakt erscheinenden Ovarien bestehen daher Zweifel, ob die einmalig injizierte Hormondosis ausreichte, um eine vollständige Umwandlung des Ovars zu bewirken. Aus den im degenerierenden Gewebe gehäuft auftretenden Spermatogenesestadien ist jedoch zu folgern, daß auch hier männliche Keimzellen aktiviert wurden (Abb. 71).

Bei anderen Thalassoma-♀♀ dagegen kann aus den Gonadenquerschnitten geschlossen werden, daß die Testosteroninjektion die Sexualinversion eingeleitet bzw. ausgelöst hatte und als Voraussetzung hierfür zuvor eine offenbar irreversible Degeneration des ovariellen Gewebes erfolgt war (vgl. Abb. 72/73).

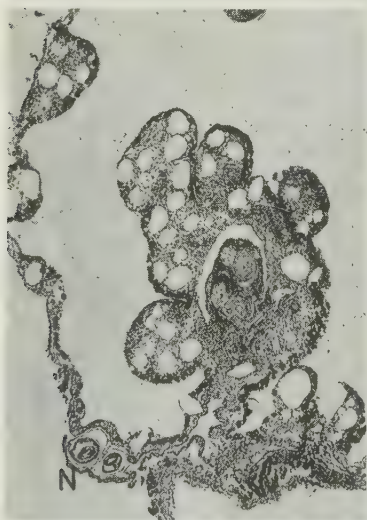


Abb. 72

Ausschnitt aus dem deg. Ovar eines Versuchstieres 24 Tage nach der Injektion (Querschnittsbereich D).

HS : 14.8.69 b

SL : 97 mm

0,5 mm

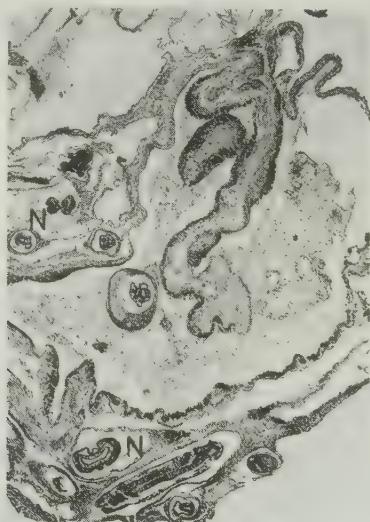


Abb. 73

Ausschnitt aus dem deg. Ovar eines Versuchstieres 28 Tage nach der Injektion (Querschnittsbereich D)

H 22 b

SL : 82 mm

0,5 mm

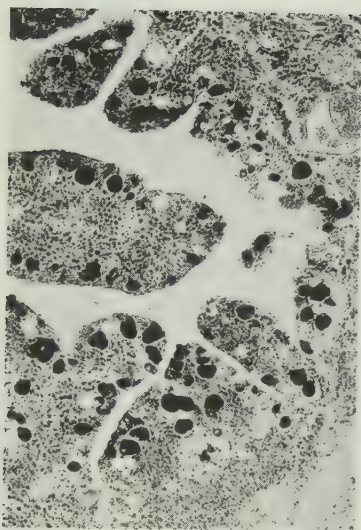


Abb. 74

Sich ausbreitende Spermatogenesestadien im degenerierten Ovar eines Versuchstieres 35 Tage nach der Injektion

H 14 w

SL : 108 mm

200 μ m

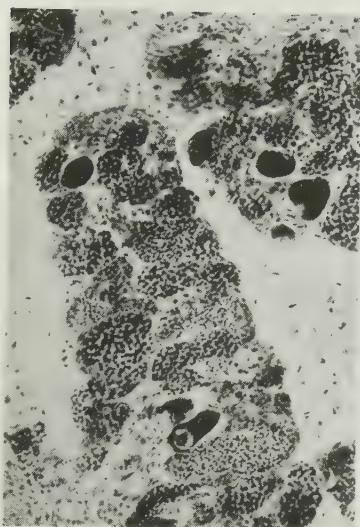


Abb. 75

Oocytenreste in den "Testislamellen" eines Versuchstieres 44 Tage nach der Injektion

H 13 a

SL : 100 mm

100 μ m

Etliche Versuchstiere konnten auch schon wenige Wochen nach der Injektion als "frühe" Sekundär-♂ angesprochen werden (Abb. 74/75). Durch die rasche Ausbreitung der Spermatogenesestadien in den ehemaligen Ovariallamellen waren so inzwischen eindeutige Sekundär-♂ entstanden. Auch waren mehrere dieser "induzierten" Sekundär-♂ von so geringer Körpergröße, daß mit einiger Sicherheit davon ausgegangen werden kann, daß bei diesen Individuen der spontane Geschlechtswechsel nicht ohnehin unmittelbar bevorgestanden hatte und durch die Testosteroninjektion also wirklich eine vorzeitige Sexualinversion herbeigeführt worden war. Demonstrationsbeispiel hierfür ist das Versuchstier HS 30.12.69, mit den Maßen SL/TL 63/72 mm, dem allerdings wiederholt Testosteron injiziert worden war (am 21.7. und 21.10.69).

Der Befund, daß bei diesem Tier das generative Gewebe allein auf die ehemalige Ovarialwand beschränkt blieb (Abb. 76), mag auf den besonderen Degenerationsverlauf des ovariellen Gewebes [wie etwa auch bei HS 14.8.69c (Abb. 72) oder auch H 22b (Abb. 73) beobachtet] oder auch den langen Aquarienaufenthalt (über 5 Mon.) zurückzuführen sein.

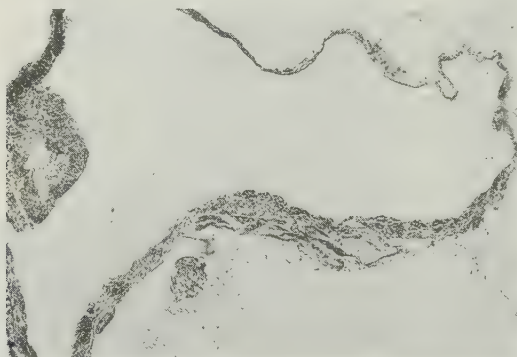


Abb. 76

Testisschenkel (Sekundärtestis) des Versuchstieres

HS 30.12.69

SL : 63 mm

200 µm

Wegen der weitgehenden Heterogenität der histologischen Befunde bei den einzelnen Versuchstieren, besonders auch wegen des zahlenmäßig unzureichenden Materials, ist es vorläufig nicht möglich, den Degenerationsverlauf und den sich anschließenden induzierten Geschlechtswechsel genauer zu rekonstruieren. Nachfolgend soll jedoch noch auf einige Einzelheiten näher eingegangen werden, von denen angenommen wird, daß sie einen Beitrag zur Aufklärung des Gesamtproblems leisten.

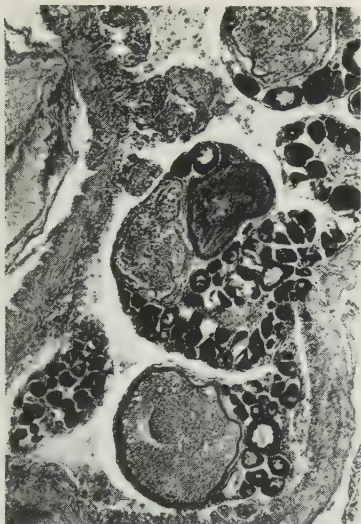


Abb. 77 200 μ m
 Ovarialwand des Versuchstieres HS 24.8.69 c, 34 Tage nach der Injektion
 SL : 98 mm

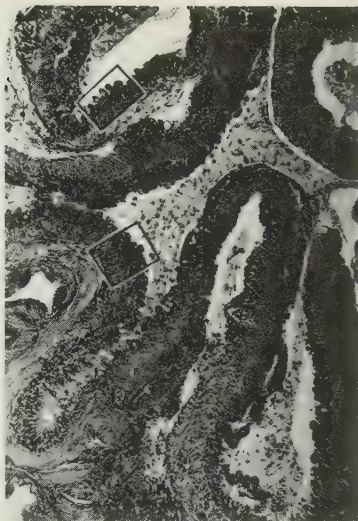


Abb. 78a 200 μ m
 Ovarial-(Oviductwand) des Versuchstieres HS 24.8.69 c, Querschnittsbereich F/G.

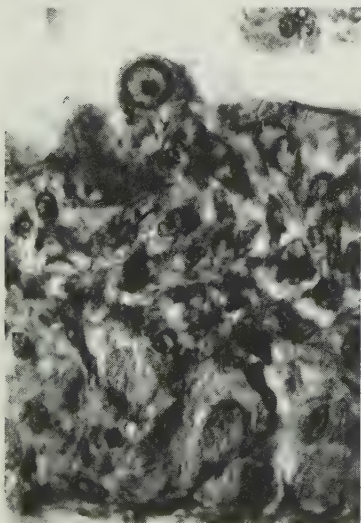


Abb. 78b 20 μ m
 Ausschnitt aus Abb. 78a
 In das Ovariallumen übertretende Keimzelle



Abb. 78c 20 μ m
 Ausschnitt aus Abb. 78a
 In das Ovariallumen übertretende Keimzellen

So war z.B. auffällig, daß bei nahezu allen Versuchstieren mit degenerierenden Ovarien die Ovarialwand selbst zwar deutlich angeschwollen war, kaum aber, wie bei in die Regressionsphase eintretenden Normaltieren, Wandbläschen und sich darin bildende Phagozyten erkennbar waren (vgl. z.B. Abb. 28b/c, S. 50 und Abb. 77 und 78a/b/c). Demnach fanden sich auch in den Ovariallumina der Versuchstiere nur wenige der bei degenerierenden Normaltieren so häufigen Granulozyten. Daß aber auch in der Ovarialwand der Versuchstiere eine Entwicklung einsetzt, die vermutlich durch die Injektion bewirkt wurde, wird aus den vorstehenden Abbildungen deutlich (Abb. 77 und 78a-c). Mit diesen Befunden, die besonders im caudalen Bereich der Gonaden unübersehbar sind, kann vermutlich hinreichend belegt werden, daß in der Ovarialwand vorrätige oder dort neu gebildete Keimzellen in das Ovariallumen übertreten, um dort, angelagert an die verbliebenen Lamellen, das sekundäre Testisgewebe aufzubauen.

Weiter ist noch zu bemerken, daß die zum funktionellen Geschlechtswechsel unerläßlichen Veränderungen in der Anatomie des Ausführungsgangs (Anlage des sekundären Spermiducts) bei den Versuchstieren offenbar wesentlich langsamer verläuft als bei der Spontanumwandlung. Beispielhaft demonstriert wird diese Entwicklungsverzögerung bei der Anlage des sekundären Spermiducts durch den Vergleich eines Testisquerschnitts des Versuchstieres H 15 (Abb. 79) mit einem Ausschitt aus dem "Oviductwulst" desselben Tieres (Abb. 80).



Abb. 79

Sekundärtestis eines Versuchstieres 44 Tage nach der Injektion.

H 15

SL : 97 mm

0,5 mm

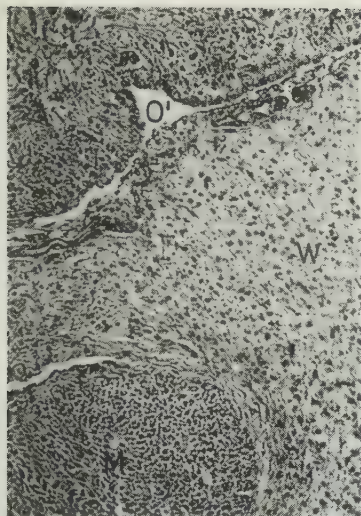


Abb. 80

Rand des Oviductwulstes des Versuchstieres H 15, vgl. Abb. 79.

100 µm

Unter dem Oberflächenepithel des Oviductwulstes ist überhaupt erst eine Lakune erkennbar, die darauf hinweist, daß hier der sekundäre Spermiduct angelegt werden soll. Auch bei dem Versuchstier HS 30.12.69 (Testisquerschnitt vgl. Abb. 76) war in der Genitalpapille noch kein 2. Ausführgang (sek. Spermiduct) zu erkennen. Aus diesen Gründen können Veränderungen im Genitaltrakt weiblicher Versuchstiere nicht als weiteres Indiz für das Einsetzen des (hier induzierten) Geschlechtswechsels gewertet werden, wie dies vergleichsweise bei Normaltieren während der Spontanumwandlung möglich ist. Ein unerwarteter Befund bei den nachfolgend beschriebenen testosteron-induzierten Veränderungen an den Gonaden von Primär-♂ läßt sogar die Interpretation zu, daß die Vermännlichung dieses Teils des weiblichen Geschlechtstrakts durch die Testosteroninjektion blockiert wird.

3.3.2.4. Hormoninduzierte Veränderungen am Primärtestis u. Spermiduct

Die Testosteroninjektion in Primär-♂ beschleunigt offenbar den Spermatogeneseablauf insgesamt. So können bereits wenige Tage nach Versuchsbeginn in Testisquerschnitten solcher Versuchstiere fast ausschließlich nur noch Spermatozoen beobachtet werden, sofern diese nicht schon abgegeben waren und deshalb viele der Testisampullen entleert erscheinen. Im Testisgewebe sind dann nur noch wenige Spermatozyten (I., meist II.O.) zu finden (Abb. 81).

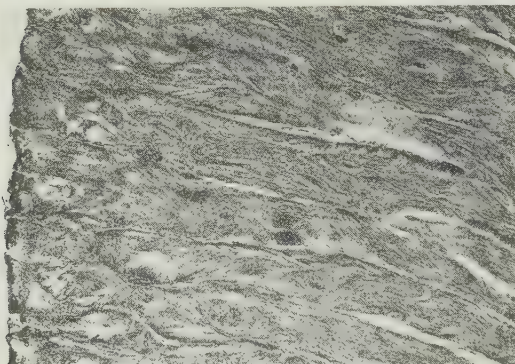


Abb. 81

Ausschnitt aus dem Testis eines Primär-♂, 14 Tage nach einer Testosteroninjektion.

HS 4.8.69 B a

SL : 110 mm

200 µm

Zwei bis vier Wochen nach Versuchsbeginn war festzustellen, daß das zwischen Rectum und Spermiduct eingeschobene, normalerweise wenig auffällige Bindegewebe (vgl. Abb. 64, S.77), bei den Versuchstieren ungewöhnlich stark angeschwollen und durchblutet war. Hierdurch erinnert dieser distale Abschnitt des Urogenitaltrakts hormonbehandelter Primär-♂ an den Oviductwulst normaler ♀♀. Auch kommt es in diesem Abschnitt (bis in den Bereich der Genitalpapille hinein) durch eine weitgehende Entdifferenzierung der das Lumen des Spermiducts begrenzenden Epithelzellen zu einer Verwachsung der hier befindlichen Lamellen und Falten, wodurch das Lumen des Ausführgangs selbst vorübergehend verschlossen wird (Abb. 82/83). Dieser vorläufig unerklärliche Nebeneffekt der Testosteroninjektion bewirkt im Bereich des Ausführgangs also offenbar eine "Verweiblichung" bzw. "Verjüngung" (bei juvenilen Primär-♂ endet der Spermiduct ebenfalls blind in diesem Bereich des Genitaltraktes - vgl. S.78).

Da in den Testes zu dieser Zeit noch Spermien heranreifen bzw. vorrätig sind, die aber auf natürlichem Wege nicht mehr abgeleitet werden können, müssen die Spermien resorbiert werden. Aus vereinzelten Präparaten konnte geschlossen werden, daß der Abbau dieser Spermienmassen ebenfalls durch Phagozytose erfolgt, jedoch waren Phagozyten in den Ampullen, den Tubuli sowie dem Spermiduct (Abb. 84) nur in weitaus geringerem Maße zu beobachten, als das vergleichsweise bei degenerierenden Ovarien normaler ♀♀ der Fall ist. Auch konnte der Bildungsort der in den Testes auftretenden Phagozyten nicht ermittelt werden.

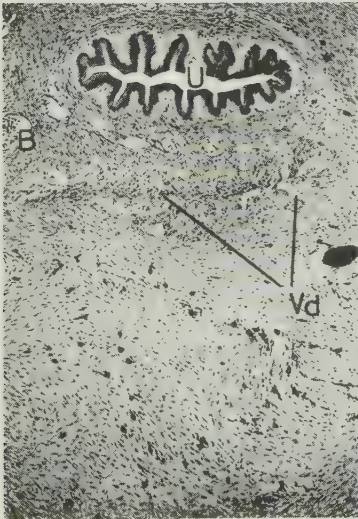


Abb. 82

Spermiductverschluß (Vd)
im Bereich des
"Pseudooviductwulstes" bei
einem Versuchstier 11 Tage
nach der Injektion.

HS 1.9.69 B a)

SL : 95 mm

(Normalbefund vgl. Abb. 63)

200 µm

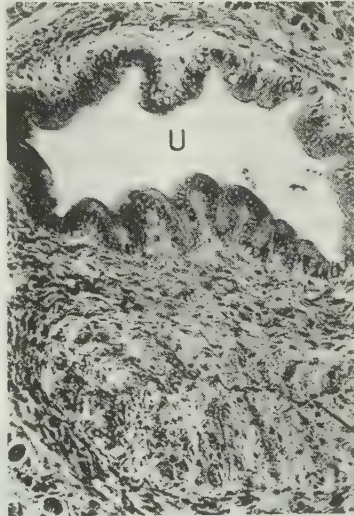


Abb. 83

Spermiductverschluß (→) im
Bereich der Genitalpapille bei
einem Versuchstier 52 Tage nach
der Injektion.

H 30 b)

SL : 96 mm

(Normalbefund vgl. Abb. 65)

100 µm

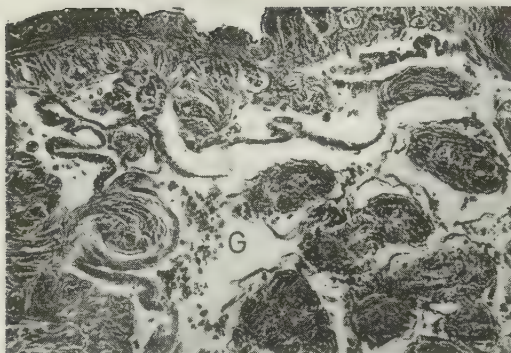


Abb. 84

Ausschnitt aus dem
Spermiduct des Ver-
suchstieres

HS 1.9.69 B.

100 µm

Im Anschluß an die Spermienresorption bzw. Phagozytose und die damit einhergehende Schrumpfung der Gonade sind wieder häufiger Keimzellen bzw. Keimzellennester zu erkennen, die offenbar in der Gonadenwand vermehrt werden und dann von der Peripherie her in die einzelnen Ampullen abwandern, um dort nach weiteren Vermehrungsphasen neue Spermatozytenherde aufzubauen (Abb. 85). Durch dieses Nebeneinander von Spermatogonien und Spermatozyten, vereinzelt sind in den Testisampullen auch schon Spermatiden erkennbar, weist der Testis hormoninjizierter Primär-♂ nach 6 - 8 Wochen Versuchsdauer histologisch etwa denselben Reifegrad auf, wie er bei im Frühjahr gefangenen ♂ beobachtet wurde (vgl. Abb. 86 und Abb. 35, S. 57).

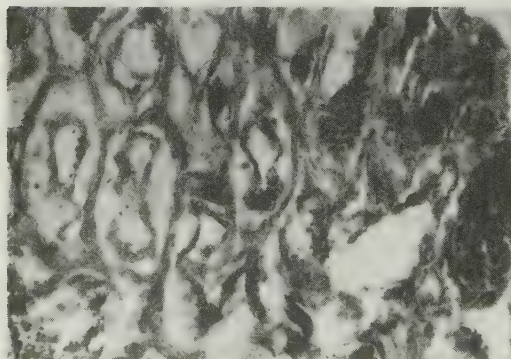


Abb. 85

Ausschnitt aus dem
Testis eines Primär-♂,
42 Tage nach einer
Testosteroninjektion.

HS 1.9.69 C a)

SL : 89 mm

50 µm



Abb. 86

Testisquerschnitt im Bereich
E/F eines Primär-♂, 42 Tage
nach einer Testosteroninjektion.

HS 1.9.69. B a)

SL : 95 mm

1 mm

Auch der Spermiduct wird wieder eröffnet und gleicht dann noch zu-
nächst dem Ausführungsgang junger Primär-♂ (vgl. etwa Abb. 64, S. 77).

4. Diskussion

Bis heute ist es nicht gelungen, *Thalassoma* nach künstlicher oder auch natürlicher Befruchtung (Einfangen der Eier nach dem Laichakt) länger als drei Tage am Leben zu erhalten. Auch wurden bisher keine größeren Larven dieser Species im Plankton gefangen, wohl aber von dem nah verwandten Labriden *Coris julis* [vgl. SPARTA (1933, 1956)]. Auch im Untersuchungsgebiet konnten juvenile *Coris* (mit Schlichtfärbung) gefangen werden (bei 15 - 25 mm TL vermutlich Jährlinge), juvenile *Thalassoma* jedoch nicht. Über die Ontogenese der Gonaden als auch die Entstehung der artspezifischen Färbung bei *Thalassoma* können daher keine Angaben gemacht werden. Eine Zufallsbeobachtung sowie wenig gesicherte Angaben anderer Autoren (vgl. S. 11) aber geben Anlaß zu der Vermutung, daß bei *Thalassoma pavo* eine (grüne) Juvenilfärbung als weitere Farbtracht vorkommt [vgl. die Beschreibung der Juvenilfärbung von *Th. lunare* bei ROBERTSON & CHOAT (1974)]. Die sich aus dem juvenilen Farbkleid ableitende Schlichtfärbung, die bei dem kleinsten hier untersuchten Fisch (SL/TL : 42/50 mm) bereits typisch ausgeprägt war, wird bis auf wenige Ausnahmen in der älteren Literatur als Farbkleid der ♀♀ bezeichnet (vgl. Einleitung). Wie jedoch bereits REINBOTH (1962a) gezeigt hat, bestehen keinerlei Zweifel daß nicht nur reife ♀♀, sondern die auch durchschnittlich früher geschlechtsreif werdenden Primär-♂♂, ebenso wie später auch die durch Geschlechtswechsel entstehenden Sekundär-♂♂ diese Schlichtfärbung aufweisen.

In der vorliegenden Arbeit wurde gezeigt, daß es zumindest mikroskopisch (Binokular) möglich sein sollte, ♀♀ von ♂♂ in vivo anhand der Urethra bzw. Urogenitalpapille zu unterscheiden, wie dies auch bei anderen Species ohne auffälligen Sexualdimorphismus möglich ist [vgl. z.B. MCCOMISH (1968)].

Bei der Bewertung der weiteren morphologischen Befunde bieten sich einige Arbeiten über den westatlantischen Labriden *Thalassoma bifasciatum* (BLOCH) zum Vergleich an. Nach FEDDERN (1965) besteht so z.B. bei *Thalassoma bifasciatum* kein morphometrischer Sexual-

dimorphismus, ROEDE (1972) wies dagegen nach, daß ebenso wie bei *Thalassoma pavo* die Schlicht-♂ geringfügig länger sind als ♀♀. Der bei *Thalassoma pavo* zu beobachtende saisonabhängige Sexualdimorphismus ließ sich insofern auch experimentell bestätigen, als Testosteroninjektionen in Schlichttiere Flossenfärbung und Form der Caudalis in derselben Weise verändern, wie dies auch bei unbehandelten ♂ zu beobachten ist, die in die Reproduktionsphase eintreten. Von STOLL (1965) wurden an testosteroninjizierten *Thalassoma bifasciatum*-Schlicht-♂ vergleichbare Veränderungen an den Schwanzflossenspitzen beobachtet, nicht jedoch an laichreifen Kontroll-♂. ROEDE (1972) ebenso wie früher schon BREDER (1925) sahen dagegen die Verlängerung der äußeren Caudalis-Flossenstrahlen bei *Thalassoma bifasciatum* allein in strenger Korrelation zur Körpergröße. Vergleichsweise demonstrierten früher schon HILDEMAN (1954) und DZWILLO (1963) an *Lebistes* bzw. *Xiphophorus*, daß auch das bei diesen Species arttypische sekundäre Geschlechtsmerkmal (ganz oder teilweise verlängerte Caudalis-Flossenstrahlen) durch Methyltestosteronfütterung auch bei ♀♀ hervorgerufen werden kann.

Die bei *Thalassoma pavo* zu beobachtende Verlängerung der äußeren Caudalis-Flossenstrahlen, insbesondere auch die Melanophorenexpansion in den Flossen, wird auf den direkten oder indirekten Einfluß des injizierten Steroidhormons zurückgeführt (z.B. Anregung der Melanotropin (MSH)-Produktion in der Hypophyse [vgl. LOVE & PICKERING (1963), NIWA (1965) u.a.]). Welche Hormone bei der jahreszyklischen Reifung der Gonaden natürlicherweise diese Veränderungen bewirken, ist nicht nachgewiesen. Unsere Kenntnisse über die Differenzierung der sekundären Geschlechtsmerkmale von Fischen wurden zuletzt von T. YAMAMOTO (1969) ausführlich dargestellt.

Bei der Diskussion über den Farbwechsel (Schlicht-Prachtfärbung) ist zu beachten, daß bei *Thalassoma pavo* nie ein allgemein als "Physiologischer Farbwechsel" [vgl. FUJII (1969), ODIORNE (1948)] bezeichneter plötzlicher Farbumschlag beobachtet wurde. Sowohl in Gefangenschaft als auch im Freiwasser wurden dagegen bei *Thalassoma bifasciatum* spontane, vermutlich nervös gesteuerte Farbwechsel beobachtet (z.B. Schreckreaktionen, Anpassungen an den Unter- bzw. Hintergrund etc.) [vgl. auch BEEBE & TEE-VAN (1928), BREDER (1949), FEDDERN (1965), LONGLEY & HILDEBRAND (1941), RANDALL & RANDALL (1963), STOLL (1955), TEE-VAN (1932) u.a.]. Die Frage nach dem biologischen Sinn des spontanen Farbwechsels bei *Thalassoma bifasciatum* und den Gründen, weshalb ein solcher bei *Thalassoma pavo* nicht vorkommt, muß vorläufig offen bleiben.

Weiter bleibt unerklärlich, weshalb mit Testosteron injizierte *Thalassoma bifasciatum*-Schlichttiere beiderlei Geschlechts bereits nach wenigen Tagen deutliche Anzeichen des Farbwechsels erkennen lassen und diesen innerhalb kurzer Zeit (ca. 14 Tage) auch weitgehend abschließen [vgl. REINBOTH (1975a), ROEDE (1972), STOLL (1955)], dagegen entsprechende Versuche an *Thalassoma pavo* bisher erfolglos blieben [vgl. hierzu auch REINBOTH (1962a, S. 446)].

Diese stark unterschiedlichen Reaktionen nach Testosteroninjektionen bei nah bzw. unmittelbar miteinander verwandten Species veranschaulicht beispielhaft die Schwierigkeiten, die einer Erklärung des morphologischen Farbwechsels bei diandrisch-protogynen Labriden noch entgegenstehen [vgl. hierzu auch ROEDE (1972, S. 231 ff.)].

Da der Farbwechsel der Sekundär-♂ zumindest nicht direkt mit der Sexualinversion gekoppelt scheint (bei Primär-♂ kann dies ohnehin nicht der Fall sein), ist nicht auszuschließen, daß die Umfärbung durch andere (möglicherweise mehrere) Hormonsysteme gesteuert wird als die Sexualinversion selbst. So weisen z.B. neuere Befunde von FENWICK (1970 a,b), URASAKI (1972 a,b), VLAMING (1972), ABBOTT (1973), NOVALES (1973), VLAMING et al. (1974) u.a. darauf hin, daß die antagonistischen Hormone MSH und Melatonin in Korrelation zur

gebotenen Photoperiode einen stärkeren Einfluß auf die zyklische Entwicklung der Teleostiergonaden haben als dies bisher vermutet wurde. Entsprechend läßt sich auch die Melanophorenreduktion bei kastrierten *Thalassoma*-♂♂ und *Halichoeres*-♂♂ [KINOSHITA (1935)] deuten und ebenso auch das Verblässen der schwarz pigmentierten Körperzonen während der Gefangenschaft. Über die bei Fischen aus gemäßigten Breiten zumeist jahreszyklisch verlaufende Gonadenreifung liegen zahlreiche Arbeiten vor, und zusammenfassend läßt sich nur feststellen, daß die Ansichten der verschiedenen Forscher über den Ursprung des alljährlichen Keimzellenbedarfs bis heute kontrovers geblieben sind. Jedenfalls kann mit einiger Sicherheit angenommen werden, daß bei den Teleostiern mehrere Möglichkeiten realisiert sind, um den alljährlichen Oocytenbedarf zu decken und daß grundsätzlich nicht nur generative Zellen (aus der Keimbahn) zur meiotischen Teilung befähigt sind. [Vgl. hierzu u.a. die "reviews" von EVERETT (1945), HOAR (1955), BRAMBELL (1956), FRANCHI et al. (1962) sowie die neueren Arbeiten von ARAVINDAN & PADMANABHAN (1972), BARA (1960), BELSARE (1962), BRAEKEVELT & MCMILLAN (1967), DUTT & GOVINDAN (1969), HONMA (1961), MALSERVISI & MAGNIN (1968), MOSER (1967), SRIRAMULU & RAJALAKHSMI (1966), STENGER (1959), TROMP-BLOM (1959), K.YAMAMOTO (1962), K.YAMAMOTO & SHIRAI (1962) sowie K.YAMAMOTO & YAMAZAKI (1961).]

Auch über die Herkunft des männlichen Keimzellennachschubs liegen uneinheitliche Beobachtungen vor, wenn auch hier eine Mehrheit der Autoren annimmt, daß grundsätzlich in vorhergegangenen Laichperioden unverbrauchte Keimzellen als Ursprung des zumeist zyklischen Spermatozytenbedarfs in Frage kommen [vgl. AHSAN (1966), LEHRI (1967), MOSER (1967), RAI (1965), RUBY & MCMILLAN (1970) u.a.]. Andere wiederum glauben an eine Einwanderung von Keimzellen aus nicht näher bezeichneten extratesticulären Keimlagern oder aus einem dem Testis anliegenden "Keimstrang" [GOKHALE (1957), RASTOGI (1966) u.a.].

Es ist naheliegend, daß bei ambisexuellen Teleostiern der Ursprung und die Herkunft der heterologen Keimzellen von besonderem Interesse ist. Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse hierüber wurde 1970 von REINBOTH zusammengefaßt.

Nach den Befunden in der vorliegenden Arbeit kann angenommen werden, daß der alljährliche Keimzellenbedarf beim *Thalassoma pavo*-Primär-♂ durch im Stroma - v o r z u g s w e i s e in W a n d n ä h e - eingelagerte ruhende Keimzellen gedeckt wird, die sich vermutlich noch während der Regressionsphase im Testisgewebe verteilen und danach eine Vermehrungsphase durchlaufen. Insofern bestehen bei Primär-♂ bezüglich des testikulären Jahreszyklus kaum Abweichungen im Vergleich mit den oben zitierten Befunden an gonochoristischen Species.

Verglichen mit anderen, bisher auch mit dieser Fragestellung untersuchten intersexuellen Teleostier-♀♀, ergaben sich bei *Thalassoma pavo*-♀♀ jedoch neue Befunde bezüglich der Morphologie der Ovarien. Während z.B. bei dem nah verwandten Labriden *Coris julis* frühzeitig wandständige Keimzellennester erkennbar werden, deren spätere Entwicklung zum Sekundärtestis verfolgt werden kann (REINBOTH 1962a), sind nach demselben Autor (1975a) bei *Thalassoma bifasciatum*-♀♀ keine als männlich anzusprechende Keimzellen in der Gonadenwand zu erkennen. Bei jungen *Thalassoma pavo*-♀♀ können aber, insbesondere während der Ruhephase - Spermatogenesestadien ebenso wie auch junge Oocyten in der latero-ventralen Ovarialwand gefunden werden.

Ob der alljährliche Bedarf an Oocyten tatsächlich auch in der Ovarialwand selbst gebildet wird, konnte nicht geklärt werden, da es vorläufig nicht möglich ist, von dort in das Ovariallumen einwandernde Keimzellen eindeutig als Oogonien zu identifizieren. Aus dem Nachweis von Deuteronien und vorzeitigem Spermatogeneseablauf in der Ovarialwand von *Thalassoma*-♀♀ und den mit zunehmendem Alter der ♀♀ häufiger auch am Saum der Ovariallamellen auftretenden Spermatozytennestern sowie den jahreszyklischen Veränderungen der Ovarial- bzw. Oviductwand kann gefolgert werden, daß die Ovarialwand selbst das Keimlager für überwiegend noch bipotente Keimzellen ist. [Vgl. hierzu

auch die Befunde von REINBOTH (1967) an dem protogynen Serraniden *Chelidoperca hirundinacea*]. Da nach meiner Schätzung *Thalassoma*-♀♀ nur etwa fünfmal in ihrem Individualleben als ♀♀ ablaichen, ist denkbar, daß der zunächst als Grundstock vorhandene Oogonienvorrat zur Produktion des gesamten Oocytenbedarfs während der weiblichen Lebensphase ausreicht, und die in der Ovarialwand ruhenden Keimzellen den Vorrat der späterhin benötigten Spermatogonien bilden. Solange eine sichere Unterscheidung undifferenzierter Keimzellen nach dem Geschlecht nicht möglich ist, vgl. hierzu auch BRAND (1974), bleiben solche Aussagen jedoch hypothetisch.

Auf den Geschlechtswechsel bei Labriden eingehend hielt es ATZ schon 1964 (vgl. Tab. VII, S. 183) für möglich, daß bei allen sieben dort aufgeführten Labridenspecies verschiedene Möglichkeiten des Geschlechtswechsels realisiert sind. Tatsächlich wird jetzt bei einem Vergleich der Befunde an *Thalassoma pavo* und *Thalassoma bifasciatum* deutlich, daß selbst innerhalb einer Gattung erhebliche Variationen im Ablauf des Geschlechts- und Farbwechsels auftreten.

Vergleichbare Arbeiten, die auf die Genese der sekundären Ausführgänge bei protogynen bzw. protandrischen Species genauer eingehen, liegen bisher nicht vor. Als mit dem Reifungszyklus korrelierte Veränderungen an den Geschlechtsausführgängen der "fischartigen" Wirbeltiere insgesamt, wurde bei den einfacher gebauten Vertretern (z.B. Cyclostomen aber auch Salmoniden) die Ausbildung von Cilien im Epithel des Peritoneums beobachtet. Bei Species mit geschlossenen Ableitungswegen sind dagegen zyklische Cilienausbildungen auf die Oviducte, seltener auch die Spermiducte beschränkt [ANTEUNIS (1959), BARTHA (1923), BRETSCHNEIDER & DUVEDE DE WITT (1947), METTEN (1939), SHIRAI (1964), SHRIVASTAVA (1967), STANLEY (1963), TAKAHASHI & TAKANO (1971), TOZAWA (1929), ULMAN (1923a), WEISEL (1949), YAMAMOTO, K. & YAMAZAKI (1961) u.a.]. Wie die Ergebnisse von ASHBY (1952, 1957, 1965), DODD & GODDARD (1961) sowie TAKAHASHI & TAKANO (1971) zeigen, wird die Ausbildung des Cilienepithels offenbar durch gonadotrope oder Gonadenhormone gesteuert.

Allgemein werden diese Cilien als Hilfsorgane zum Austreiben ovulierter Eier bzw. reifer Spermien betrachtet. Die bei *Thalassoma pavo* festgestellte zyklische Ausbildung kräftigerer plasmatischer Zellfortsätze ("Pseudopodienepithel") wurde in ähnlicher Gestalt bisher nur bei dem Riffbrassen *Pseudogramma* beobachtet (SMITH & ATZ 1969). Eine elektronenmikroskopische Untersuchung, wie sie TAKAHASHI & TAKANO (1971) am Cilienepithel des Goldfisch-Oviducts durchführten, steht für das "Pseudopodienepithel" noch aus. Auch konnte bisher (z.B. durch spezifische Färbemethoden) noch nicht untersucht werden, ob bei *Thalassoma* bestimmte Bereiche der Ovarialwand (z.B. die Wandbläschen) oder auch das Oviductwulstepithel sekretorische Funktionen haben. Hierfür sprechen u.a. starke Durchblutung der subepithelialen Zellagen des Oviductwulstepithels während der Laichzeit sowie der unübersehbare Befund, daß abgestreifte Eier als flüssig lockere Masse austreten. Tatsächlich wurden Mukoidreaktionen im Ovar bzw. Oviduct anderer Teleostier von RASQUIN (1958), TAKAHASHI & TAKANO (1971), TAKANO (1968) und K. YAMAMOTO (1963) schon nachgewiesen oder auch von anderen Autoren zumindest doch vermutet [FULTON (1898), SMITH & ATZ (1969)]. Demgegenüber vertrat T.S. YAMAMOTO (1963) die Auffassung, daß zumindest bei dem Stichling *Pungitius* wegen des Ausbleibens irgendwelcher zyklischer Veränderungen im Oviductwulstepithel die Sekretion schleimiger Substanzen ausgeschlossen sei. Bei *Thalassoma*-♂ fanden sich keine Anhaltspunkte dafür, daß Epithelzellen im primären oder sekundären Spermiduct sekretorische Funktionen haben könnten. Bisher haben auch nur wenige Autoren diesbezüglich positive Befunde veröffentlicht [z.B. RASQUIN & HAFTER (1951), SHRIVASTAVA (1967)]. Die Funktion des Oviductwulstes mit seinem während der Laichzeit pseudopodienartig ausgebildetem Oberflächenepithel wird vorläufig noch nicht verstanden. Da *Thalassoma*-♀♀ während des nur Sekundenbruchteile dauernden Laichaktes 2-5.000 Eier von etwa 0,6 mm ϕ ausstoßen, ist naheliegend, daß der Oviductwulst und auch das den Ausführgang einschließende Längsmuskelpaar bei dieser extrem schnellen Eiabgabe eine besondere Rolle spielen. Dabei ist anzunehmen, daß der Oviductwulst als Ventileinrichtung funktioniert, die zusammen mit einer heftigen Kontraktion des Längsmuskelpaares den plötzlichen

Eiausstoß ermöglicht. RANDALL [RANDALL (1961), RANDALL & RANDALL (1963)] vermutete zudem von *Thalassoma bifasciatum* und anderen pelagisch ablaichenden "Schnellaichern", daß die plötzliche Expansion der Schwimmblase während des steil nach oben gerichteten Laichsurts sowie die heftige Rumpfkrümmung während des Laichaktes selbst das Auspressen der Geschlechtsprodukte fördere. Die in diesem Zusammenhang durchgesehene Literatur erbrachte keine weiteren Anhaltspunkte zur Aufklärung dieses Problems: VAN DEN BROEK (1933, Abb. 14 + 15) zeigt ohne weitere Erklärung einen deutlichen Oviductwulst bei *Serranus cabrilla*, ein vergleichbares Längsmuskelpaar ist auf diesem Schnittbild jedoch nicht zu erkennen. Bei REINBOTH (1962a, Abb. 1 c : Gonoduct von *Serranus cabrilla*) ist dagegen ein entsprechendes Muskelpaar zu erkennen, jedoch kein deutlich ausgeprägter Bindegewebswulst. Auch SMITH (1965, Fig. 1; 1973) erwähnt nur beiläufig einen "oviductal plug" oder "connective tissue plug" und macht keinerlei Angaben über dessen Funktion.

Bezüglich des hier bei beiden Geschlechtern nachgewiesenen Längsmuskelpaares ergab sich aus der Literatur, daß gewisse morphologische bzw. funktionelle Parallelen zu den beschriebenen *Mm. infracarinales* bzw. *retractores ischii* bzw. *protractores anales* bestehen, dieses Muskelpaar jedoch keineswegs mit den aus der älteren Literatur bekannten Rumpfmuskelpaaren identisch sein kann [vgl. AGGASSIZ & VOGT (1845), CHEVREL (1913), CUVIER & VALENCIENNES (1828), FAVARO (1902), GOETTE (1879), GREENE (1913), GREENE & GREENE (1913), GRENHOLM (1923), HARRISON (1895), KNAUER (1910), MAURER (1911), NISHI (1939), NURSALL (1956), REMANE (1936), SCHMALHAUSEN (1912), SHANN (1914), TAKAHASHI (1917) u.a.]. Auch die Anatomie der Urogenitalorgane männlicher Zahnkarpfen (Goodeidae) [MOHSEN (1961), NELSON (1975)] ist mit der von *Thalassoma* nicht vergleichbar. Erstmals beschrieb dagegen POLDER (1971) ein vergleichbares Muskelpaar bei dem Cichliden *Aequidens portalegrensis*, das auch dort bei beiden Geschlechtern gleichartig ausgebildet ist und vom Darm ausgehend, ringmuskelartig Gonoduct und Urethra umfaßt und am 1. Flossenstrahlträger der Analflosse inseriert. POLDER glaubt, daß dieses Muskelpaar bei den ♀♀ als Regler funktioniert, um Gelegeschiebe zu dosieren und dann portionsweise auszupressen. Bei ♂♂ dagegen soll dieses Ringmuskelpaar

in kontrahiertem Zustand den Spermienrückfluß verhindern - beides Erklärungen, die m.E. keineswegs für einen "Schnellaicher" wie *Thalassoma* zutreffen können. Darüber hinaus kann nicht angenommen werden, daß bei den verschiedenen Geschlechtern (auch nach dem Geschlechtswechsel) ein und demselben Muskelpaar prinzipiell verschiedene Aufgaben zufallen sollen.

Mit dem Reifungszyklus korrelierte und auch experimentell hervorgerufene (hormoninduzierte) Veränderungen an den Genitalpapillen von Fischen, angefangen mit dem Schulbeispiel Bitterling, sind seit langem bekannt [ARONSON (1948), NOBLE & KUMPF (1936), SORGE (1932), VIVIEN (1939), YAMAMOTO T. & SUZUKI (1955) u.a.]. Abgesehen von einer leichten Schwellung waren an den Genitalpapillen von *Thalassoma* ♀♀ oder ♂♂ jedoch keine auffälligen jahreszyklischen Veränderungen zu bemerken, ebensowenig auch nach einer Kastration (von ♂♂) oder Testosteroninjektion.

Der Abbau der nach der Laichzeit in den Gonaden noch verbliebenen Geschlechtsprodukte fand in den letzten Jahren zunehmende Beachtung. Übereinstimmend mit entsprechenden Befunden bei Säugern, wonach bei diesen die Sertolizellen die Phagozytose überflüssiger oder abberanter Spermien übernehmen [vgl. CARR et al (1968), CRABO et al (1971), LACY (1962), CLEGG & MCMILLAN (1965)], haben verschiedene Autoren auch Phagozytose in Teleostier-Testes beobachtet. NICHOLLS & GRAHAM (1972) sowie GRESIK et al. (1973) vertreten aufgrund ihrer elektronenmikroskopischen Beobachtungen an *Cichlasoma*- bzw. *Oryziastestes* die Auffassung, daß hier ebenfalls die Sertolizellen (bzw. die entsprechenden "homologen" Zellen im Teleostiertestis) den Abbau der nicht verlaichten Spermien besorgen, ähnlich wie dies früher auch schon von anderen Autoren beschrieben bzw. vermutet wurde: GOKHALE (1957), HAYASHI (1971), LAGIOS (1965), LOFTS et al (1968), VAUPEL (1929) u.a. Phagozyteninvasionen von nicht genannten Ursprungsorten außerhalb der Testes beobachteten dagegen HENDERSON (1962) sowie RUBY & MCMILLAN (1970). Über entsprechende Vorgänge in den Testes von *Thalassoma* können vorläufig keine sicheren Angaben gemacht werden, da keine in die Regressionsphase eintretenden ♂♂ gefangen worden waren. Bei hormoninjizierten Versuchstieren allerdings wurden in den degenerierenden Testes bzw. den Spermiducten Zellen angetroffen, die als Phagozyten angesprochen wurden. Deren Ent-

stehung oder Herkunft wurde allerdings nicht erkannt.

Für die in der Ovarialwand von *Thalassoma*-♀♀ nachgewiesenen und offensichtlich mit dem Reifungszyklus korrelierte Bildung von Granulozyten fanden sich in der bisher durchgesehenen Literatur keine Parallelen. Ohnehin bestand lange Jahre Uneinigkeit darüber, ob die Gonaden von Fischen überhaupt zu den blutbildenden Organen zählen. Die nachfolgende Behauptung von JORDAN & SPEIDEL (1924 , S. 523) : "The liver and gonads present nothing of pertinent interest. Homopoietically importance in the adult male is apparently nil" wurde inzwischen widerlegt, zumindest gilt dies für das weibliche Geschlecht [vgl. LAGLER et al (1962), MARCUZZI (1947) u.a.]. Auch liegen bis heute erst wenige Arbeiten vor, in denen Zusammenhänge zwischen der Blutbildung bzw. dem Blutbild und dem Reifungszyklus der Teleostiergonade erkannt wurden [vgl. die Zitate russischer Autoren bei GÜTTING (1961), S. 34, SINDERMAN & MAIRS (1961) sowie die umfangreiche Bibliographie von HAWKINS & MAWDESLEY-THOMAS (1972)]. Beginnend mit den Ausführungen von LOEWE (1904) zu der "Neu- und Rückbildung im Ovarium vom Maifisch" finden sich in der Literatur immer wieder Hinweise darauf, daß Lymphozyten, vereinzelt spezieller auch Phagozyten genannt, am Abbau atretischer Oocyten bzw. nicht verlaichter Eier beteiligt sind. So räumten MENDOZA (1943), BARA (1960) und BARR (1963) ein, daß neben Follikel- oder Granulosazellen auch Lympho- bzw. Leukozyten an der Phagozytose des abzubauenden Materials beteiligt sind.

Andere Autoren wiederum sind der Auffassung, daß die degenerierenden, sowohl prae- als auch postovulatorischen Follikel allein von den Granulosazellen abgebaut werden und dabei auch Phagozytose zu beobachten ist : BEACH (1959), BELSARE (1962), BRAEKVELET & MCMILLAN (1967), BRETSCHNEIDER & DUYVENE DE WITT (1947), CALA (1970), GOKHALE (1957), HAYASHI (1972), HONMA (1961), LAMBERT (1970a), LEHRI (1968), MOSER (1967), PANT (1968), SATHYANESAN (1960), YARON (1971) u.a..

BEACH vertrat die Ansicht, daß der Abbau der atretischen Follikel überwiegend enzymatisch erfolgt. Durch den Nachweis entsprechender Enzyme (vorwiegend saurer Phosphatasen) im Bereich der Granulosazellen

sind inzwischen hierfür auch akzeptable Beweise erbracht worden [vgl. LAMBERT & VAN OORDT (1974)]. In erster Linie verfolgten diese biochemischen Untersuchungen allerdings nicht die Absicht, Einzelheiten des Abbaus atretischer Follikel zu erkunden als vielmehr die Bildungszentren von Steroidhormonen in solchen Teleostiergonaden nachzuweisen, die frei von interstitiellen Zellen sind [LAMBERT (1970b)].

Die sowohl bei *Thalassoma*-♀♀ als auch ♂♂ anzutreffenden "brown bodies" werden [wie auch von CHAN et al. (1967)] als schwer resorbierbare Restkörper angesehen, die nach der jahreszyklischen Degeneration von Gonadengewebe zurückbleiben. LAMBERT (1970a) diskutierte die Möglichkeit, daß diese Restkörper infolge unvollständiger enzymatischer Zersetzung (Lyse) entstehen und sich in diesen als farbbestimmendes Pigment Lipofuscin anreichern soll.

Bis heute ist umstritten, ob die prae- oder postovulatorischen atretischen Follikel und die ebenfalls im männlichen Geschlecht auftretenden atretischen Strukturen irgendwelche Hormone produzieren [vgl. PICKFORD & ATZ (1957), BALL (1960), CHESTER-JONES & BALL (1962), HOAR (1965), PANT (1968), LAMBERT & VAN OORDT (1974) u.v.a.]. LAMBERT & VAN OORDT (1974) haben Steroidbildung in den Granulosazellen sich entwickelnder Ovarialfollikel beim Guppy, Schwertträger und Zebrafisch nachgewiesen, nur bei letzterem darüber hinaus auch in den postovulatorischen Corpora lutea. Beide Autoren schließen dagegen die Bildung von Steroidhormonen in den atretischen Follikeln (Corpora atretica) dieser Species aus. Hiermit vergleichbare histochemische Untersuchungen der Corpora atretica des Reisfelddaals durch CHAN et al. (1967) erbrachten keine eindeutigen Ergebnisse, doch deuteten weitere Untersuchungen von CHAN & PHILLIPS (1969) sowie CHAN et al. (1975) an, daß mit dem Geschlechtswechsel auch Veränderungen im Steroidmetabolismus einhergehen. Auch die neueren, sich z.T. widersprechenden Befunde von COLOMBO et al. (1972) und REINBOTH (1974a, b, 1975b) bezüglich des Steroidmetabolismus bei ambisexuellen Teleostiern weisen in diese Richtung.

Noch unklarer sind unsere Vorstellungen darüber, wodurch der Geschlechtswechsel ausgelöst wird. ZINI vermutete schon 1962, daß bei *Thalassoma pavo* die Sexualinversion durch Umweltfaktoren, insbesondere höhere Temperaturen begünstigt wird. In der Tat trifft nach den vorstehenden Ergebnissen die Phase des Geschlechtswechsels mit den höchsten Wassertemperaturen im Untersuchungsgebiet zusammen. Auch die Befunde von FISHELSON (1975) an *Anthias squamipinnis* aus dem Roten Meer (mit einem Maximum von Inversionstieren im August - hier allerdings ca. 4 Monate nach der Hauptlaichzeit) würden eine entsprechende Deutung zulassen. Daß die Umweltfaktoren Licht und Temperatur tatsächlich das primäre Geschlechtsverhältnis (♀♀ : Primär-♂♂) eines Teleostiers (*Rivulus marmoratus*) zu beeinflussen vermögen, wurde von HARRINGTON (1967, 1971, 1975) überzeugend demonstriert.

Bisher aber liegen uns keinerlei Kenntnisse darüber vor, wie die planktischen Larven von Litoralfischen zum Ursprungsbiotop zurückfinden und bei welchem Lebensalter der Individuen dies geschieht. Nach den im Sommer im westlichen Mittelmeer vorherrschenden Meeresströmungen ist es überhaupt fraglich, ob je aus dem Untersuchungsgebiet stammende Fischlarven zu den Balearen zurückfinden. Und solange sich *Thalassoma* in Aquarien nicht züchten lassen, wird es schwer sein, Umwelteinflüsse zu erkennen, die das primäre Geschlechtsverhältnis zu variieren vermögen. In den letzten Jahren wurden zunehmend auch soziale Faktoren bekannt, die den Geschlechtswechsel oder das Geschlechterverhältnis innerhalb einer Fischpopulation zu beeinflussen vermögen [vgl. FISHELSON (1970, 1975), CHOAT & ROBERTSON (1975), ROBERTSON (1972) sowie ROBERTSON & CHOAT (1974)].

Ausgehend von einer völlig andersartigen wissenschaftlichen Fragestellung, nämlich der Untersuchung von Sozialstrukturen bei verschiedenartigen Korallenbarschen (Pomacentridae) mit unterschiedlicher Spezialisierung fand FRICKE auch bei mehreren Vertretern dieser Fischfamilie Tiere mit protandrischen Intermediär- oder Sekundärgonaden. FRICKE interpretiert diese Befunde in einer vorläufigen Mitteilung als den Versuch junger ♂, durch den Geschlechtswechsel in eine bestehende soziale Einheit - hier einen Harem -

gleichartiger Species aufgenommen zu werden [vgl. FRICKE (1975 a,b)
mündl. Mitt. und FRICKE & HOLZBERG (1974)]. Wie auch die Unter-
suchungen FRICKE's belegen, müssen wir uns vorläufig damit abfinden,
daß sich Verbreitung und Ursachen des Geschlechtswechsels bei
Teleostiern heute noch nicht annähernd absehen lassen.

5. Zusammenfassung

Farbkleider, Sexualdimorphismus, Farb- und Geschlechtswechsel des an Felsküsten im südlichen Mittelmeer vorkommenden Labriden *Thalassoma pavo* (L.) werden beschrieben.

Alle ♀♀ und ♂♂ dieser Art < 90 mm SL tragen nahezu identische Farbkleider (Schlichtfärbung) und unterscheiden sich nur während der Laichzeit geringfügig. Wie histologische Untersuchungen an den Gonaden und den zugehörigen Ausführungsgängen von mehr als 600 untersuchten Fischen gezeigt haben, wechseln die ♀♀ ausnahmslos bei einer Länge von 90 - 120 mm SL ihr Geschlecht. Bei den aus ♀♀ hervorgegangenen Sekundär-♂♂ (P r o t o g y n i e) erfolgt nach dem Geschlechtswechsel ein Farbwechsel, der nicht unmittelbar mit der Sexualinversion korreliert scheint, denn dieser Farbwechsel erfolgt auch bei gleich großen Primär-♂♂, die von klein auf funktionelle Testes besaßen (diandrische ♂♂). Das sich aus der Schlichtfärbung entwickelnde Prachtkleid zeigen alle *Thalassoma* > 130 mm SL - diese sind also ausnahmslos primäre oder sekundäre Pracht-♂♂.

Das Geschlechtsverhältnis zwischen ♀♀ (bzw. Sekundär-♂♂) und Primär-♂♂ schwankt aus bisher ungeklärten Gründen in den verschiedenen Altersklassen (= Größenklassen) etwa zwischen 2 : 1 oder 3 : 1 .

Die histologische Untersuchung der Gonaden erbrachte neben allgemeinen Angaben über deren Morphologie und den Reifungszyklus in beiden Geschlechtern u.a. folgende Befunde:

In der Ovarialwand funktioneller ♀♀ treten unmittelbar neben jungen Oocyten auch Spermatogenesestadien auf, ebenso am Saum der Ovariallamellen. Dort eingelagerte Gonien sind daher möglicherweise bipotent.

Die simultane Reifung zahlreicher Oocyten läßt darauf schließen, daß die ♀♀ in jedem Sommer nur einmal ablaichen.

Nur bei voll laichreifen ♀♀ wird auf der Oberfläche des im Oviductbereich auftretenden Bindegewebswulstes ein besonders gestaltetes "Pseudopodienepithel" ausgebildet. Da der Oviduct in dem, zwischen Rectum und Urethralpapille eingelagerten Bindegewebe blind endet, ist bei ♀♀ nur temporär eine Geschlechtsöffnung vorhanden.

Nicht abgelaichte Eier und degenerierende Oocyten werden sowohl bei adoleszenten als auch verlaichten ♀♀ durch Phagozyten abgebaut, die ebenfalls jahreszyklisch in bläschenartigen Ausstülpungen an der inneren, lateralen Ovarialwand gebildet werden. Bei ♀♀, die in die Inversionsphase eintreten, sind besonders viele Dotterreste und Oocyten abzubauen, zumal die Inversion in nahezu laichreifen und damit voll entwickelten Ovarien einsetzt.

Während das ovarielle Gewebe phagozytiert wird, werden die verbliebenen Ovariallamellen durch einwandernde oder dort schon ruhende und sich jetzt rasch vermehrende Spermatogonien in Testislamellen umgewandelt. Diese Lamellenstruktur ist ein typisches Merkmal des Sekundärtestis.

In der früheren Ovarial- und Oviductwand entstehende Lakunen dienen als Ableitungswege für die heranreifenden Spermien. Das ehemalige Ovarial- und Oviductlumen wird damit funktionslos. Durch die Neudifferenzierung eines Spermiducts im Oviductwulstbereich und weiter bis in die Urethralpapille hinein (Umwandlung zur Urogenitalpapille), entsteht so ein voll funktionsfähiges Sekundär-♂. Diese Neubildung des sekundären Ausführgangs erfolgt analog zur Genese des Spermiducts beim juvenilen Primär-♂. Im caudalen Bereich gleichen sich primärer und sekundärer Spermiduct daher völlig, Unterschiede finden sich allein in der Oberflächenstruktur der Papille selbst (zottig bzw. glatt wie auch die weibliche Papille). Im cranialen Bereich dagegen lassen sich primärer Spermiduct (ein von Bindegewebsstreifen durchzogenes Rohr) und sekundärer Spermiduct (gekammertes Rohr mit großem, funktionslosem Lumen) eindeutig unterscheiden - allerdings nur anhand histologischer Schnitte.

Interstitielle Zellen oder sonstige Gewebe, von denen eine hormonphysiologische Wirkung ausgehen könnte, wurden in keinem der Gonadentypen gefunden.

Die sich nach einer Gonadektomie von Pracht-♂ ergebenden leichten Farbveränderungen konnten nur auf den Aquarienaufenthalt, nicht aber auf die Kastration zurückgeführt werden. Ein- oder zweimalige Testosteroninjektionen bewirkten wohl leichte Veränderungen an der Schlichtfärbung, führten aber nicht zur vollständigen Umfärbung.

Die histologische Untersuchung hormonbehandelter Versuchstiere erbrachte aber Beweise dafür, daß Testosteroninjektionen eine vorzeitige Geschlechtsumwandlung zu induzieren vermögen, und sowohl spontaner als auch induzierter Geschlechtswechsel weitgehend gleichartig verlaufen.

Diese Ergebnisse werden diskutiert.

6. Verzeichnis der gebrauchten Abkürzungen

A	: Anus
B	: Blutgefäße
bb	: "brown body"
D	: Darm (Enddarm)
dO	: degenerierende Oocyten
F	: Follikelzellen (Kern)
G	: Granulozyten
GÖ	: Geschlechtsöffnung
GÖ	: temporäre Geschlechtsöffnung
GP	: Urogenitalpapille
L	: Leibeshöhle
M	: Längsmuskelpaar
MD	: Darmmuskulatur
Ms	: Mesenterien
N	: Nematoden (Anschnitte , z.T. einzystiert)
O	: Oviductlumen
O'	: ehemaliges Oviductlumen
O1	: Ovariallumen
O1'	: ehemaliges Ovariallumen
Ov	: ovarielles Gewebe
P	: Papille (Urethralpapille)
R	: Radiale
S	: Spermatogenesestadien
Sd	: Schleimdrüsen
SL	: Standardlänge
Sp	: Spermien
T	: Testikuläres Gewebe
TL	: Totallänge
U	: Urethra
Vd	: Vas deferens (Spermiduct)
V	: Vitellinmembran
W	: Oviductwulst

7. Literatur

- AGASSIZ, L. & VOGT, C. (1845), Anatomie des salmons, myologie;
des muscles du tronc. Mém. Soc. Sci. Nat. Neuchâtel 3 : 58-62
- AHSAN, S. N. (1966), Cyclical changes in the testicular activity of
the lake chub, *Couesius plumbeus* (AGASSIZ).
Can. J. Zool. 44 : 149 - 159
- ANTEUNIS, A. (1959), Recherches sur la structure et le développement
de l'ovaire et de l'oviducte chez *Lebistes reticulatus*
(Téléostéen). Arch. Biol. 70 : 783 - 809
- ARAVINDAN, C. M. & PADMANABHAN, K. G. (1972), Source of a new crop of
oocytes in *Tilapia mossambica*.
Helgoländer wiss. Meeresunters. 23 : 184 - 192
- ARONSON, L. R. (1948), Problems in the behavior and physiology of a
species of African mouthbreeding fish.
Trans. N.Y. Acad. Sci. (Ser. 2) 2 : 33 - 42
- ASHBY, K. R. (1952), Sviluppo del sistema riproduttivo di *Salmo trutta* L.,
in condizioni normali e sotto l'influenza di ormoni steroidi.
Riv. Biol. (Perugia) 44 : 3 - 18
- (1957), The effect of steroid hormones on the brown trout
(*Salmo trutta* L.) during the period of gonadal differen-
tiation. J. Embryol. exp. Morph. 5 : 225 - 249
- (1965), The effect of steroid hormones on the developement
of the reproductive system of *Salmo trutta* L. when ad-
ministered at the commencement of spermatogenetic activity
in the testes. Riv. Biol. (Perugia) 58 : 139 - 165
- ATZ, J. W. (1964), Intersexuality in fishes , in: C. N. ARMSTRONG &
A. J. MARSHALL (Eds.) : Intersexuality in vertebrates in-
cluding man , pp. 145 - 232 , AP - N.Y. / London
- BACCI, G. & RAZZAUTI, A. (1957), Falso gonochorismo in "*Coris julis* L.".
Atti. Acad. Naz. Lincei , Rendiconti Sér. 8, Cl. Sci. fisiche,
mat. e nat. 23 : 181 - 189
- (1958), Protogynous hermaphroditism in *Coris julis* L. .
Nature 181 : 432 - 433

- BAGGERMAN, B. (1972), Photoperiodic responses in the stickleback and their control by a daily rhythm of photosensitivity.
Gen.Comp.Endocrin. Suppl. 3 : 466 - 476
- BALL, J.N. (1960), Reproduction in female bony fishes.
Symp. Zool.Soc. London 1 : 105 - 135
- BARA, G. (1960), Histological and cytological changes in the ovaries of the mackerel "Scomber scomber L." during the annual cycle. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul , Sér. B, 25 : 49 - 91
- BARCELÓ Y COMBIS, F. (1868), Catálogo metódico de los peces que habitan ó frecuentan las costas de las Islas Baleares.
Rev. Progr. Cienc. Madrid 18 : 219 - 234
- BARR, W.A. (1963), The endocrine control of the sexual cycle in the plaice, *Pleuronectes platessa* (L.), II. The endocrine control of oogenesis. Gen.Comp.Endocrin. 3 : 205 - 215
- BARTHA, E. DE (1923), Sur la ciliation temporaire du peritoiné de la lamproie (*Petromyzon planeri*).
Arch. Anat. Hist. Embryol. 2 : 97 - 107
- BAUER, V. (1929) Über das Tierleben auf den Seegrasswiesen des Mittelmeeres. Zool. Jb. (Syst.Ökol.Geogr.Tiere), 56 : 1 - 42
- BEACH, A.W. (1959), Seasonal changes in the cytology of the ovary and of the pituitary gland of the goldfish.
Can.J. Zool. 37 : 615 - 625
- BEEBE, W. & TEE-VAN, J. (1928), The fishes of Port-au-Prince Bay, Haiti.
Zoologica N.Y. 10 : 1 - 279
- BELSARE, D.K. (1962), Seasonal changes in the ovary of *Ophiocephalus punctatus* BLOCH. Indian J. Fish. 9 : 140 - 154
- BINI, G. (1968), Atlante dei pesci delle coste Italiane, Vol. V (Labridae : 107 - 144), Mondo Sommerso Editrice - Roma
- BLANC, M. & BAUCHOT, M.L. (1960), Révision des Thalassoma (poissons téléostéens, Labridae) de l' Est Atlantique.
Bull.Mus.Nat.Hist.Nat. 2^e Sér. 32 : 88 - 96
- BOCK, F. (1928), Kastration und sekundäre Geschlechtsmerkmale bei Teleostiern. Z. wiss. Zool. Abt. A, 130 : 455 - 468

- BONHAM, K. & BAYLIFF, W. H. (1953), Radiography of small fishes for meristic studies. *Copeia* 1953 : 150 - 151
- BORTONE, S. A. (1971), *Diplectrum rostrum*, a hermaphroditic new species (Pisces: Serranidae) from the eastern Pacific coast. *Copeia* 1971 : 61 - 65
- BRAEKEVELET, C. R. & MCMILLAN, D. B. (1967), Cyclical changes in the ovary of the brook stickleback *Eucalia inconstans* (KIRTLAND). *J. Morph.* 123 : 373 - 396
- BRAMBELL, F. W. R. (1956), Ovarian changes. In : MARSHALL's Physiology of reproduction (Ed.: A. S. PARKES), 3^d Ed. I/ 1 : 397-542
- BRAND, A. (1974), Beobachtungen zur Frage der Unterschiedlichkeit praemeiotischer Keimzellen im männlichen und weiblichen Geschlecht bei *Pagellus acarne* (RISSO), (Sparidae) und *Coris julis* (L.), (Labridae). p. 75, (unveröffentlichte Diplomarbeit - Mainz 1974)
- BRAUNGART, D. C. (1951), A comparative study of the reproductive systems of several teleost fishes. *Copeia* 1951 : 203 - 204
- BREDER, C. M. jr. (1925), Scientific results of the first oceanographic expedition of the "Pawnee" 1925 : Fishes
Bull. Bingham Ocean. Coll. 1 : 1 - 90
- (1948), Field book of marine fishes of the Atlantic coast from Labrador to Texas, p. 332, 5th Ed.
G. P. Putnam's & Sons, N. Y./London
- (1949), On the relationship of social behavior to pigmentation in tropical shore fishes.
Bull. Am. Mus. Nat. Hist., N. Y. 94 : 83 - 106
- BRETSCHNEIDER, L. H. & DUYVENÉ DE WIT, J. J. (1947), Sexual endocrinology of non-mammalian vertebrates. Monogr. Progr. Res. in Holland during the war, Nr. 11 : 1 - 146
Elsevier Publ. Comp., N. Y./Amsterdam
- BULLOUGH, W. S. (1942), Gametogenesis and endocrine factors affecting it in the adult minnow (*Phoxinus laevis* L.).
J. Endocrin. 3 : 211 - 219

- CALA, P. (1970), The development of the oocytes and the seasonal changes in the ovary of the ide, *Idus idus* (L.) in the river Kävlingeån, South Sweden. *Caldasia* 10 : 579 - 589
- CARR, I., CLEGG, E.J. & MEEK, G.A. (1968), Sertoli cells as phagocytes: an electron microscopic study. *J. Anat.* 102 : 501 - 509
- CAPORIACCO, L. DI (1921), Revisione delle specie mediterranee della famiglia "Labridae".
Atti. Soc. Ital. Sci. Nat. Museo Civico 60 : 49 - 101
- CARUS, J.V. (1889 - 1893), *Prodromus faunae mediterraneae*, II .
(Labridae : 602 - 607), Schweizerbart - Stuttgart
- CAVOLINI, P. (1787), *Memoria sulla generazione dei pesci*, Napoli.
Übersetzung: Abhandlung über die Erzeugung der Fische und der Krebse. Berlin 1792 , p. 192
(zitirt nach REINBOTH (1962 a))
- CATTON, W.T. (1951), Blood cell formation in certain teleost fishes.
Blood 6 : 39 - 60
- CHAMPY, CH. (1924), *Sexualité et hormones*. Paris
(zitirt n. VAN DORDT & VAN DER MAAS 1926)
- CHAN, S.T.H. & PHILLIPS, J.G. (1969), The biosynthesis of steroids by the gonads of the ricefield eel *Monopterus albus* at various phases during natural sex reversal.
Gen. Comp. Endocrin. 12 : 619 - 636
- CHAN, S.T.H. , WRIGHT, A. & PHILLIPS, J.G. (1967), The atretic structures in the gonads of the ricefield eel (*Monopterus albus*) during natural sex reversal. *J. Zool.* 153 : 527 - 539
- CHAN, S.T.H., WAI-SUM O & HUI, S.W.B. (1975), The gonadal and adeno-hypophysial functions of natural sex reversal, in : R. REINBOTH (Ed.): *Intersexuality in the animal kingdom* , pp. 201 - 221 , Springer - Berlin/Heidelberg/N.Y.
- CHESTER-JONES, I.D. et al. (1972), Biological actions of steroid hormones in nonmammalian vertebrates, in: D.R. IDLER (Ed.): *Steroids in nonmammalian vertebrates* , pp. 414 - 480 , AP - N.Y./London

- CHESTER-JONES, I.D. & BALL, J.N. (1962), Ovarian-pituitary relationships, in: S.ZUCKERMAN (Ed.): The ovary , Vol. 1 , pp. 361 - 434 , AP - N.Y./London
- CHEVEREL, R. (1913), Essai sur la morphologie et la physiologie du muscle latéral chez les poissons osseux.
Arch. Zool. Exp. Gén. 52 : 473 - 607
- CHOAT, J.H. & ROBERTSON, D.R. (1975), Protogynous hermaphroditism in fishes of the family Scaridae , in: R.REINBOTH (Ed.) : Intersexuality in the animal kingdom, pp. 263 - 283 , Springer - Berlin/Heidelberg/N.Y.
- CLARK, E. (1959), Functional hermaphroditism and self-fertilisation in a serranid fish. Science 129 : 215 - 216
- CLEGG, E.J. & MCMILLAN, E.W. (1965), The uptake of vital dyes and particular matter by the sertoli cells of the rat testis. J.Anat. 99 : 219 - 229
- COLOMBO, L., DEL CONTE, E. & CLEMENZE, P. (1972), Steroid biosynthesis in vitro by the gonads of Sparus auratus L. (Teleostei) at different stages during natural sex reversal. Gen.Comp.Endocrin. 19 : 26 - 36
- CRABO, B., GUSTAFSSON, B., NICANDER, L. & RAO, A.R. (1971), Subnormal testicular function in a bull concealed by phagocytosis of abnormal spermatozoa in the efferent ductules. J.Reprod. Fert. 26 : 393 - 396
- CUVIER, G. DE & VALENCIENNES, A. (1828), Myologie des poissons, pp. 385 - 414 in : Histoire naturelle des poissons , Vol. 1 ; Liv. 2^e , Chap. IV .
- D'ANCONA, U. (1943), Nuove ricerche sulla determinazione sessuale dell'anguilla. I.: Lo sviluppo della gonade e i processi della gametogenesi. Arch. Oceanogr.Limnol. 3 : 159 - 272
- DHARMAMBA, M. (1959), Studies on the maturation and spawning habits of some common clupeoids of Lawson's Bay, Waltair. Ind.J.Fish. 6 : 374 - 388

- DIEUZEIDE, R. & NOVELLA, M. (1955), Catalogue des poissons des côtes Algériennes.
Bull.Trav.Stat.Aquacult.Pêche Castiglione N.S. 6 : 137-200
- DODD, J.M. & GODDARD, C.K. (1961), Some effects of oestradiol benzoate on the reproductive ducts of the female dogfish *Scyliorhinus caniculus*. Proc.Zool.Soc. Lond. 137 : 325-331
- DONALDSON, E.M. (1973), Reproductive endocrinology of fishes.
Amer.Zool. 13 : 909 - 927
- DRURY, A.N. (1914/15), The eosinophil cell of teleostean fish.
J. Physiol. Cambridge 49 : 349 - 366
- DRZEWINA, A. (1911/12), Contribution à l'étude des leucocytes granuleux du sang des poissons.
Arch.Anat.microscop. 13 : 319 - 376
- DUFOSSE (1856), De l'hermaphrodisme chez certains vertébrés.
Ann. Sci. Nat. Paris, 4^e Sér. Zool. 5 : 295 - 332
- DUTT, N.H.G. & GOVINDAN, P. (1969), Origin of new crop of oocytes in the teleost *Anabes scandens* (CUV.).
Curr. Sci. 11 : 275
- DZWILLO, M. (1963), Einfluß von Methyltestosteron auf die Aktivierung sekundärer Geschlechtsmerkmale über den arttypischen Ausbildungsgrad hinaus. (Untersuchungen an xiphophorinen Zahnkarpfen). Zool.Anz. 11 Suppl. 26 : 152 - 159
- EGGERT, B. (1931), Die Geschlechtsorgane der Gobiiformes und Blenniiformes. Z.wiss.Zool. Abt.A 139 : 249 - 517
- EVERETT, N.B. (1945), The present status of the germ-cell problem in vertebrates. Biol.Rev. Cambridge 20 : 45 - 55
- FAGE, L. (1907), Essai sur la faune des poissons des Iles Baléares et description de quelques espèces nouvelles.
Arch. Zool. Exp. Gén. 4^e Sér. 7 : 69 - 93
- FAVARO, G. (1902), Ricerche sulla morfologia e sullo sviluppo dei muscoli gracili del dorso (musculi supracarinales) dei teleostei. Arch.Ital. Anat. Embryol. 1 : 448 -490

- FEDDERN, H.A. (1965), The spawning, growth and general behavior of the bluehead wrasse, *Thalassoma bifasciatum* (Pisces, Labridae). Bull. mar. Sci. 15 : 896 - 941
- FELIX, W. & BÜHLER, A. (1906), Die Entwicklung der Keimdrüsen und ihrer Ausführungsgänge, in : O. HERTWIG (Ed.): Handb. vergl. expt. Entwicklungslehre Wirbeltiere, Bd. III/ 1 pp. 619 - 896 , Fischer - Jena
- FENWICK, J.C. (1970 a), The pineal organ: photoperiod and reproductive cycles in the goldfish, *Carassius auratus* L.. J. Endocrinol. 46 : 101 - 111
- (1970 b), Demonstration and effect of melatonin in fish . Gen. Comp. Endocrin. 14 : 86 - 96
- FISHELSON, L. (1970), Protogynous sex reversal in the fish *Anthias squamipinnis* (Teleostei, Anthiidae) regulated by the presence or absence of a male fish. Nature 227 : 90 -91
- (1975), Ecology and physiology of sex reversal in *Anthias squamipinnis* (PETERS), (Teleostei, Anthiidae) , in : R. REINBOTH (Ed.): Intersexuality in the animal kingdom, Springer - Berlin/Heidelberg/N.Y.
- FOWLER, H.W. (1936), The marine fishes of West Africa . Bull. Am. Mus. Nat. Hist. Washington 70 : 607 - 1493
- FRANCHI, L.L., MANDL, A.M. & ZUCHERMAN, S. (1962), Ovarian development and oogenesis , in: S. ZUCKERMAN (Ed.): The ovary , Vol. I , Pt. D : Fishes , pp. 36 - 44 , AP - N.Y./London
- FRICKE, H.W. (1975 a), Evolution of social systems through site attachment in fish. Z. Tierpsychol. 39 : 206 - 210
- (1975 b), Sozialstruktur und ökologische Spezialisierung von verwandten Fischen (Pomacentridae). Z. Tierpsychol. 39 : 492 - 520
- FRICKE, H.W. & HOLZBERG, S. (1974), Social units and hermaphroditism in a pomacentrid reef fish. Naturwiss. 61 : 367 - 368
- FRIESS, E. (1933), Untersuchungen über die Geschlechtsumkehr bei *Xiphophorus helleri* (HECKEL). Roux' Arch. 129 : 255 - 355

- FUJII, R. (1969), Chromatophores and pigments; in: W.S. HOAR & J.E. RANDALL (Eds.): Fish physiology, Vol. III, pp. 307 - 353, AP - N.Y./London
- FULTON, T.W. (1898), The ovaries and ovarian eggs of the angler or frog-fish (*Lophius piscatorius*), and of the john dory (*Zeus faber*). Fish.Bd.Scotl. 16th Ann.Rep. : 125 - 134
- GARCIA DEL CID, F. (1924), Contribución al estudio de la fauna ictiológica española. "Labridos" de las costas de Cataluña y Baleares. Tesis Doctoral pp. 54 .
F. Sugrañes - Tarragona
- GOETTE, A. (1879), Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbelthiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge / 5. Die Teleostier.
Arch.Mikroskop. Anat. 16 : 117 - 152
- GÖTTING, K.J. (1961), Beiträge zur Kenntnis der Grundlagen der Fortpflanzung und zur Fruchtbarkeitsbestimmung bei marinen Teleostiern. Helgol. wiss. Meeresunters. 8 : 1 - 41
- GOKHALE, S.V. (1957), Seasonal histological changes in the gonads of the whiting (*Gadus merlangus* L.) and the Norway pout (*G. esmarkii* NILSSON). Ind.J.Fish. 4 : 92 - 112
- GOSLINE, W.A. (1948), Some possible uses of x-rays in ichthyology and fishery research. Copeia 1948 : 58 - 61
- GOURRET, M.P. (1893), Famille des labroïdes.
Ann.Mus.Hist.Nat. Marseille IV Mém. 3 : 1 - 84
- GREENE, CH.W. (1913), An undicribed longitudinal differentiation of the great lateral muscle of the king salmon.
Anat. Rec. 7 : 99 - 101
- GREENE, CH.W. & GREENE, C.H. (1913), The skeletal musculature of the king salmon. Bull. U.S. Bur. Fish. 23 : 25 - 59
- GRENHOLM, Å. (1923), Studien über die Flossenmuskulatur der Teleostier (Dissertation)
Uppsala Univ. Årsskrift, Math.-Nat. 2 : 1 - 296

- GRESIK, E.W., QUIRK, G. & HAMILTON, J.B. (1973), Fine structure of the sertoli cell of the testis of the teleost *Oryzias latipes*. Gen.Comp.Endocrin. 21 : 341 - 352
- GRONOW, G. (1974), Über die Anwendung des an Säugetieren erarbeiteten Begriffes "Streß" auf Knochenfische. Zool. Anz. (Jena) 19 : 316 - 331
- GÜNTHER, A.C.L.G. (1862), Catalogue of the Acanthopterygii Pharyngognathi and Anacanthini in the Collection of the British Museum, pp. 1 - 534
- HAIDER, G. (1968 a), Vergleichende Untersuchungen zur Blutmorphologie und Hämatopoese einiger Teleostier. III. Beobachtungen an Leukozyten und Plasmazellen. Zool. Anz. (Lpzg.) 180 : 110 - 130
- (1968 b), Vergleichende Untersuchungen zur Blutmorphologie und Hämatopoese einiger Teleostier. IV. Blutbildungsstätten und Blutbildung. Zool. Anz. (Lpzg.) 181 : 203 - 226
- HARRINGTON, R.W. jr. (1967), Environmentally controlled induction of primary male gonochorists from eggs of the self fertilizing hermaphroditic fish, *Rivulus marmoratus* (POEY). Biol.Bull. 132 : 174 - 199
- (1971), How ecological and genetic factors interact to determine when self-fertilizing hermaphrodites of *Rivulus marmoratus* change into functional secondary males, with a reappraisal of the modes of intersexuality among fishes. Copeia 1971 : 389 - 432
- (1975), Sex determination and differentiation among uniparental homozygotes of the hermaphroditic fish *Rivulus marmoratus* (Cyprinodontidae: Atheriniformes), in : R. REINBOTH (Ed.): Intersexuality in the animal kingdom, pp. 249 - 262, Springer - Berlin/Heidelberg/N.Y.
- HARRISON, R.G. (1895), Die Entwicklung der unpaaren Flossen der Teleostier. Arch.Mikrosk. Anat. 46 : 500 - 578

- HAWKINS, R.I. & MAWDESLEY-THOMAS, L.E. (1972), Fish haematology - a bibliography. J. Fish. Biol. 4 : 193 - 232
- HAYASHI, I. (1969), Some observations on the reproductive duct of the Japanese sea bass, *Lateolabrax japonicus* (CUV. & VAL.). Jap. J. Ichthyol. 16 : 68 - 73
- (1971), On the process of the testicular maturation of the Japanese sea bass, *Lateolabrax japonicus*. Jap. J. Ichthyol. 18 : 39 - 50
- (1972), On the ovarian maturation of the Japanese sea bass *Lateolabrax japonicus*. Jap. J. Ichthyol. 19 : 243-254
- HENDERSON, N.E. (1962), The annual cycle in the testis of the eastern brook trout, *Salvelinus fontinalis* (MITCHILL). Can. J. Zool. 40 : 631 - 643
- HICKLING, C.F. (1930), The natural history of the hake. Pt. III : Seasonal changes in the condition of the hake. Fish. Invest. Sér. II, 12 : 1 - 78
- HICKLING, C.F. & RUTENBERG, E. (1936), The ovary as an indicator of the spawning period in fishes. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 21 : 311 - 317
- HILDEMAN, W.H. (1954), Effects of sex hormones on the secondary sex characters of *Lebistes reticulatus*. J. exp. Zool. 121 : 1 - 15
- HOAR, W.S. (1955), Reproduction in teleost fish. Mem. Soc. Endocrin. 4 : 5 - 24
- (1965), Comparative physiology : hormones and reproduction in fishes. Ann. Rev. Physiol. 27 : 51 - 70
- HONMA, Y. (1961), Studies on the endocrine glands of the salmonid fish Ayu, *Plecoglossus altivelis* (TEMMINCK & SCHLEGEL); IV. The fate of the unspawned eggs and the new crops of oocytes in the spent ovary. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 27 : 873 - 880

- HYRTL, J. (1850), Beiträge zur Morphologie der Uro-Genitalorgane der Fische.
Denkschr. Wiener Akad. Wiss. - Math. Nat. Klass 1 : 391-411
- IKEDA, K. (1933), Effect of castration on the secondary sexual characters of anedromous three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* (L.). Jap. J. Zool. 5 : 135 - 157
- JONG, J. K. DE (1939), A preliminary investigation of the spawning habits of some fishes of the Java Sea.
Treubia 17 : 307 - 330
- JORDAN, H. E. & SPEIDEL, C. C. (1924), Studies on lymphocytes III. Granulocytopoiesis in the salamander, with special reference to the monophyletic theory of blood cell origin.
Am. J. Anat. 33 : 485 - 505
- JÜNGERSEN, H. F. E. (1889), Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Geschlechtsorgane bei Knochenfischen.
Arb. Zool.-Anat. Inst. Würzburg 9 : 89 - 219
- KAYA, C. M. (1973), Effects of temperature and photoperiod on seasonal regressin of the gonads of green sunfish, *Lepomis cyanellus*.
Copeia 1973 : 369 - 373
- KINOSHITA, Y. (1934), On the differentiation of the male colour-patterns, and the sex ratio in *Halichoeres poeciloferus* (TEMMINCK & SCHLEGEL). J. Sci. Hiroshima Univ.
Ser. B, Div. 1 (Zool.) 3 : 65 - 78
- (1935), Effects of gonadectomies on the secondary sexual characters in *Halichoeres poeciloferus* (TEMMINCK & SCHLEGEL). J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B, Div. 1 (Zool.)
4 : 1 - 14
- (1936), Testis-ova found in the Japanese wrasse, *Halichoeres poeciloferus* and its sex reversal.
Botany & Zool. (Tokyo) 4 : 35 - 38
- (1938), Some experiments on transplantation of gonads of *Halichoeres poeciloferus*.
Zool. Mag. Tokyo 50 : 216 - 217

- KNAUER, K. (1910), Die Bauchmuskulatur der Fische.
Arb. Zool. Inst. Univ. Wien 18 : 207 - 226
- KOPEĆ, S. (1918), Contribution to the study of the development of the nuptial colour of fishes. (Engl. Summary : 108 -114)
C.R. Séanc.Soc. Sci. Varsovie 11 : 89 - 114
- (1927), Experiments on the dependance of the nuptial hue on the gonads in fish. Biologia Gen. 3 : 259 -280
- KRAFT, A. VON & PETERS, H.M. (1963), Vergleichende Studien über die Oogenese in der Gattung Tilapia (Cichlidae, Teleostei).
Z. Zellf. 61 : 434 - 485
- KUHN, R. (1973), Freiwasserbeobachtungen im Mittelmeer über das Verhalten protogynen Labriden, unter besonderer Berücksichtigung von *Thalassoma pavo* (L.). pp. 81
(unveröffentlichte Diplomarbeit - Mainz 1973)
- LACY, D. (1962), Certain aspects of testis structure and function.
Brit. med. Bull. 18 : 205 - 208
- LAGIOS, M.D. (1965), Seasonal changes in the cytology of the Adenohypophysis, testes and ovaries of the black surfperch, *Embiotoca jacksoni*, a viviparous percomorph fish.
Gen.Comp.Endocrin. 5 : 207 -221
- LAGLER, K.F., BARDACH, J.E. & MILLER, R.R. (1962), Ichthyology, p.545
J.Wiley & Sons - N.Y.
- LAMBERT, J.G.D. (1970 a), The ovary of the guppy, *Poecilia reticulata*. The atretic follicle, a corpus atreticum or a corpus luteum praeovulationis.
Z. Zellforsch. 107 : 54 - 67
- (1970 b), The ovary of the guppy, *Poecilia reticulata*. The granulosa cells as sites of steroid biosynthesis.
Gen.Comp.Endocrin. 15 : 464 - 476
- LAMBERT, J.G.D. & VAN DORDT, P.G.W. (1974), Ovarium hormones in teleosts.
Fortschr. Zool. 2 : 340 - 349

- LEHRI, G.K. (1967), The annual cycle in the testis of the catfish
Clarias batrachus L. . Acta anat. 67 : 135 - 154
- (1968), Cyclical changes in the ovary of the catfish
Clarias batrachus L.. Acta anat. 69 : 105 - 124
- LICKTEIG, A. (1913), Beitrag zur Kenntnis der Geschlechtsorgane
der Knochenfische. Z. wiss. Zool. 106 : 228 - 283
- LILEY, N.R. (1969), Hormones and reproductive behavior in fishes;
pp. 73 - 116 in : W.S. HOAR & J.E. RANDALL (Eds.) :
Fish physiology , Vol. III ; AP - N.Y.
- LO BIANCO, S. (1888), Notizie biologiche riguardanti specialmente il
periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di
Napoli. Mitth. Zool. Stat. Neapel 8 : 385 - 440
- (1909), Notize biologiche riguardanti specialmente il
periodo di maturità sessuale degli animali del Golfo
di Napoli. Mitth. Zool. Stat. Neapel 19 : 513 - 761
- LOEWE, F. (1904), Über Neu- und Rückbildung im Ovarium vom Maifisch,
Clupea alosa (CUV.). Arch. mikrosk. Anat. 63 : 313 - 342
- LOFTS, B., PICKFORD, G. & ATZ, J. (1968), The effects of low temperature,
and cortisol, on testicular regression in the hypophysectomized cyprinodont fish, *Fundulus heteroclitus*.
Biol. Bull. 134 : 74 - 86
- LONGLEY, W.H. & HILDEBRAND, S.F. (1941), Systematic catalogue of the
fishes of Tortugas, Florida. Pap. Tortugas Lab. 34 : 1-331
(Carnegie Inst. Wash. Publ. 535)
- LOVE, R.M. & PICKERING, B.T. (1969), Melanocyte-stimulating hormones
of fishes. Gen. Comp. Endocrin. 13 : 518 (Abstr. No. 93)
- LOWE, R.T. (1840), Certain new species of Maderian fishes.
Proc. Zool. Soc. London 8 : 36 - 45
- (1843), A history of the fishes of Madeira , Vol. I
(*Julis turcica* : pp. 1 - 4 , Pl. I)
John van Voorst - London

- LOZANO Y REY, D.L. (1952), Peces fisoclistos ; (Labriformes: pp. 387 - 470). Mem. R. Acad. Cienc. exact. fis. nat. Madrid, Ser. Cienc.Nat., Vol. 14 (2 partes), 1 - 703
- MALSERVISI, A. & MAGNIN, E. (1968), Changements cycliques annuels se produisant dans les ovaires de *Perca fluviatilis flaves-cens* (MITCHILL) de la région de Montréal.
Naturaliste can. 95 : 929 - 945
- MARCUZZI, G. (1947), Sulla presenza di attività emopoetica nella gonade dei Teleostei.
Arch.It. Anat. Embriol. 52 : 339 - 373
- MAURER, F. (1911), Über das ventrale Rumpfmuskelsystem niederer Wirbeltiere.
Anat.Anz., Verh. Anat.Ges., Suppl. 38 , 25. Vers. : 55 -65
- MC COMISH, TH.S. (1968), Sexual differentiation of bluegills by the urogenital opening. Progr.Fish Cult. 30 : 28
- MENDOZA, G. (1943), The reproductive cycle of the viviparous teleost, *Neotoca bilineata*, a member of the family Goodeidae.
IV. The germinal tissue . Biol.Bull. 84 : 87 - 97
- METTEN, H. (1939), Studies on the reproduction of the dogfish.
Phil.Trans.Royal Soc. , Ser. B 230 : 217 - 238
- MOHSEN, T. (1961), Sur la présence d'un organ copulateur interne, très évolué chez *Skiffia lermæ* (cyprinodonte, Goodeidae).
C.R. Acad. Sci. Paris 252 : 3327 - 3329
- MILLER, R.R. (1957), X-rays as a tool in systematic zoology.
Syst. Zool. 6 : 29 - 40
- MOSER, H.G. (1967), Seasonal histological changes in the gonads of *Sebastes paucispinis* (AYRES), an oviviparous teleost (Fam. Scorpaenidae). J.Morph. 123 : 329 - 354
- NELSON, G.G. (1975), Anatomy of the male urogenital organs of *Godea atripinnis* and *Characodon lateralis* (Atheriniformes: Cyprinodontoides), and *G.atripinnis* courtship.
Copeia 1975 : 475 - 482

- NICHOLS, J.T. (1930), The fishes of Porto Rico and the Virgin Islands ;
(Pomacentridae to Ogcocephalidae, pp. 297 - 399
Sci. Surv. P.R. & V.I. ; N.Y. Acad.Sci. 10 (3)
- NICHOLLS, T.J. & GRAHAM, G.P. (1972), The ultrastructure of lobule
boundary cells and leydig cell homologs in the testis of
a cichlid fish, *Cichlasoma nigrofasciatum*.
Gen.Comp.Endocrin. 19 : 133 - 146
- NISHI, S. (1938), Rumpfmuskulatur der Fische ; in: L.BOLK et al.(Eds.)
Handb.vgl. Anat. Wirbeltiere , Vol. V , pp. 361 - 378
- NIWA, H.S. (1965), Effects of castration and administration of methyl
testosterone on the nuptial coloration of the medaka
(*Oryzias latipes*). Embryologia 8 : 289 - 298
- NOBLE, G.K. & KUMPF, K.F. (1936), The sexual behavior and secondary
sexual characters of gonadectomized fish.
Anat. Rec. 67 Suppl.:113 (Abstr. No. 192)
- NURSALL, J.R. (1956), The lateral musculature and the swimming of fish.
Proc. Zool. Soc. London 126 : 127 - 143
- ODIORNE, J.M. (1948), Morphological color changes in vertebrates.
N.Y. Acad. Sci. , Spec. Pub. 4 : 288 - 307
- OKADA, YÔ K. (1962), Sex reversal in the Japanese wrasse, *Halichoeres*
poecilopterus. Proc.Jap. Acad. 38 : 508 - 513
- (1964 a), A further note on sex reversal in the wrasse
Halichoeres poecilopterus. Proc. Jap. Acad. 40 : 533 - 535
- (1964 b), Effects of androgen and estrogen on sex reversal
in the wrasse, *Halichoeres poecilopterus*.
Proc. Jap. Acad. 40 : 541 - 544
- PANT, M.C. (1968), The process of atresia and the fate of discharged
follicle in the ovary of *Glyptothorax pectinopterus*.
Zool. Anz. 181 : 153 - 160
- PARKER, J.B. (1942), Some observations on the reproductive system of
the yellow perch (*Perca flavescens*).
Copeia 1942 : 223 - 226

- PETERS, G. & MÄDER, B. (1964), Morphologische Veränderungen der Gonadenausführgänge sich fortpflanzender Schwertträgerweibchen (*Xiphophorus helleri* HECKEL).
Zool. Anz. 173 : 18 - 257
- PETERS, H.M. (1968), Über Eireifung und Ovulation bei *Crenilabrus* *
(Labridae, Teleostei). Zool. Anz. 181 : 371 - 378
- PICKFORD, G.E. & ATZ, J.W. (1957), The physiology of the pituitary gland of fishes. N.Y. Zool. Soc. - N.Y., p. 613
- POLDER, J.J.W. (1971), On gonads and reproductive behaviour in the cichlid fish *Aequidens portalegrensis* (HENSEL).
Neth.J.Zool. 21 : 265 - 365
- POPPER, D. & FISHELSON, L. (1973), Ecology and behavior of *Anthias squamipinnis* (PETERS, 1855), (Anthiidae, Teleostei) in the coral habitat of Eilat (Red Sea).
J. exp. Zool. 184 : 409 - 424
- PRABHU, M.S. (1956), Maturation of intra-ovarian eggs and spawning periodicities in some fishes.
Ind. J. Fish. 3 : 59 - 90
- QUIGNARD, J.P. (1966), Recherches sur les Labridae (poissons téléostéens perciformes) des côtes Européennes.
Naturalia Monspel. (Zool.) 5 : 1 - 247
- (1968), Rapport entre la présence d'une "gibbosité frontale" chez les Labridae (poissons, téléostéens) et le parasite *Leposiphilus labrei* (HESSE, 1866), (copépode, Philichthyidae).
Ann. Parasit. 43 : 51 - 57
- RAI, B.P. (1965), Cyclical changes in the testis of the mahseer, *Barbus tor* (Tor tor). Acta anat. 62 : 461 - 475
- RANDALL, J.E. (1961), Observations on the spawning of surgeon-fishes (Acanthuridae) in the Society Islands.
Copeia 1961 : 237 - 238
- (1956), A new method of attaching Petersen disk tags with monofilament nylon. Calif. Fish Game 42 : 63 - 67
- *: PHILIPPI, E. (1908/09), Fortpflanzungsgeschichte der viviparen Teleostier *Glaridichthys januaris* und *G. decem-maculatus* in ihrem Einfluß auf Lebensweise, makroskopische und mikroskopische Anatomie. Zool.Jb. Anat. 27 : 59 - 94

- RANDALL, J.E. (1968), Caribbean reef fishes , p. 318
T.H.F. Publications - Jersey City
- RANDALL, J.E. & RANDALL, H.A. (1963), The spawning and early development of the Atlantic parrot fish, *Sparisoma rubripinne*, with notes on other scarid and labrid fishes.
Zoologica N.Y. 48 : 49 - 60
- RASQUIN, P. (1958), Ovarian morphology and early embryology of the pediculate fishes *Antennarius* and *Histrio*.
Bull. Am. Mus. Nat. Hist. N.Y. 114 : 333 - 371
- RASQUIN, P. & HAFTER, E. (1951), Age changes in the testis of the teleost, *Astynax mexicanus*. *J. Morph.* 89 : 397 - 407
- RASTOGI, R.K. (1968), Annual changes in the testicular activity of the teleost, *Amphipnous cuchia* (HAM.).
Annot. Zool. Jap. 41 : 11 - 23
- RAUTHER, M. (1954), Das Urogenitalsystem, in : "BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs", Bd. 6, 1. Abt., 2. Buch (Echte Fische), Tl. 2, 2. Lfg. p. 103 - 248 . Leipzig
- REINBOTH, R. (1954), Eine Methode zur Markierung von Aquarienfischen.
Zool. Anz. 153 : 190 - 194
- (1957), Sur la sexualité du téléostéen *Coris julis* (L.).
C.r.hebd. Séanc. Acad. Sci. 245 : 1662 - 1665
- (1960), Natürliche Geschlechtsumwandlung bei adulten Teleosteen. *Zool. Anz.* 24. Suppl. Bd. : 259 - 262
- (1962 a), Morphologische und funktionelle Zweigeschlechtlichkeit bei marinen Teleostiern (Serranidae, Sparidae, Centracanthidae, Labridae).
Zool. Jb. Physiol. 69 : 405 - 480
- (1962 b), The effects of testosterone on female *Coris julis* (L.), a wrasse with spontaneous sex - Inversion.
Gen. Comp. Endocrin. 2 : 629 (Abstr. No. 39)
- (1963), Experimentell induzierter Geschlechtswechsel bei Fischen. *Verh. dt. Zool. Ges. München*, pp. 67 - 73

- REINBOTH, R. (1967), Protogynie bei *Chelidoperca hirundinacea* (CUV. & VAL.), (Serranidae).
Annot. Zool. Jap. 40 : 181 - 185
- (1970), Intersexuality in fishes.
Mem. Soc. Endocrinol. 18 : 515 - 543
- (1972 a), Hormonphysiologische Untersuchungen zur Fortpflanzung der Fische. Naturw. Rdsch. 25. Jhg. : 430-434
- (1972 b), Some remarks on secondary sex characters, sex and sexual behavior in teleosts.
Gen. Comp. Endocrin. Suppl. 3 : 565 - 570
- (1972 c), Hormonal control of the teleost ovary.
Am. Zoologist 12 : 307 - 324
- (1973), Dualistic reproductive behavior in the protogynous wrasse *Thalassoma bifasciatum* and some observations on its day-night changeover.
Helgoländer wiss. Meeresunters. 24 : 174 - 191
- (1974 a), Studies on gonadal steroid metabolism in ambisexual fish. Gen. Comp. Endocrin. 22 : 341 (Abstr. No. 25)
- (1974 b), Untersuchungen zum Steroidmetabolismus bei ambisexuellen Fischen. Fortschr. Zool. 22 : 350 - 361
- (1975 a), Spontaneous and hormone-induced sex-inversion in wrasses (Labridae).
Pubbl. Staz. Zool. Napoli 39 Suppl. : 550 - 573
- (1975 b), In vitro studies on steroid metabolism of testicular tissue in ambisexual teleost fish.
J. Steroid Biochem. 6 : 341 - 344
- REMANE, A. (1936), Skelett der unpaaren Flossen, in : L. BOLK et al.: Handb. vgl. Anat. Wirbeltiere Bd. IV, pp. 193 - 206, Berlin/Wien
- ROBERTSON, D. R. (1972), Social control of sex reversal in a coral-reef fish. Science 177 : 1007 - 1009

- ROBERTSON, D.R. (1973), Sex change under the waves.
New Scientist 58 (843) : 538 - 540
- ROBERTSON, D.R. & COAT, J.H. (1974), Protogynous hermaphroditism and social systems in Labrid fish.
Proc. II. Int. Symp. Coral Reefs, Brisbane, Vol. 1 : 217-225
- ROEDE, M.J. (1966), Notes on the labrid fish *Coris julis* (L.) with emphasis on dichromatism and sex.
Vie Milieu A 17 : 1317 - 1333
- (1972), Color as related to size, sex and behavior in seven Caribbean labrid fish species (genera *Thalassoma*, *Halichoeres* and *Hemipteronotus*). Diss. Univ. Amsterdam
p 263 ; Martinus Nijhoff - The Hague
- ROMEIS, B. (1968), Mikroskopische Technik (16. Aufl.), p. 757
R. Oldenbourg - München/Wien
- RUBY, S.M. & MC MILLAN, D.B. (1970), Cyclical changes in the testis of the brook stickleback *Eucalia inconstans* (KIRTLAND).
J. Morph. 131 : 447 - 466
- SATHYANESAN, A.G. (1960), On the occurrence of burst atretic follicles in the teleost *Mystus seenghala* (SYKES).
Naturwiss. Jhg. 47 : 310 (Abstr.)
- SCHINZ, H.R. & PEYER, B. (1934), Über die Anwendungsmöglichkeiten der Röntgenuntersuchung in der Zoologie.
Acta Radiologica 15 : 380 - 408
- SCHMALHAUSEN, J.J. (1912), Zur Morphologie der unpaaren Flossen.
I. Die Entwicklung des Skeletts und der Muskulatur der unpaaren Flossen der Fische.
Z. wiss. Zool. 100 : 509 - 587
- SHANN, E.W. (1914), On the nature of the lateral muscle in Teleostei.
Proc. Zool. Soc. London 22 : 319 - 337
- SHIRAI, K. (1964), Histological study on the ovipositor of the rose bitterling, *Rhodeus ocellatus*.
Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 14 : 193 - 197

- SHRIVASTAVA, S.S. (1967), Histomorphology and seasonal cycle of the spermary and sperm duct in a teleost *Notopterus notopterus* (PALLAS). *Acta anat.* 66 : 133 - 160
- SINDERMAN, C.J. & MAIRS, D.F. (1961), Blood properties of prespawning and postspawning anadromous alewives (*Alosa pseudoharengus*). *Fishery Bull. U.S. Fish Wildl. Serv.* 183 : 145 - 151
- SMIRNOW, A.J. (1950), Das portionsweise Laichen der pelagophilen Fische des Schwarzen Meeres.
Dokl. Akad. Nauk. UDSSR 70 : 129 - 132
- SMITH, C.L. (1959), Hermaphroditism in some serranid fishes from Bermuda. *Pap. Mich. Acad. Sci. (Arts Lett.)* 44 : 111 - 119
- (1965), The patterns of sexuality and the classification of serranid fishes. *Am. Mus. Novitates* No. 2207 : 1 - 20
- (1967), Contribution to a theory of hermaphroditism. *J. Theoret. Biol.* 17 : 76 - 90
- (1971), Secondary gonochorism in the serranid genus *Liopropoma*. *Copeia* 1971 : 316 - 319
- (1973), Reproductive anatomy and color pattern of *Bullisichthys caribbaeus* (Pisces : Serranidae). *Copeia* 1973 : 149 - 151
- (1975), The evolution of hermaphroditism in fishes, in : R. REINBOTH (Ed.) : *Intersexuality in the animal kingdom*, pp. 295 - 310, Springer - Berlin/Heidelberg/N.Y.
- SMITH, C.L. & ATZ, E.H. (1969), The sexual mechanism of the reef bass *Pseudogramma bermudensis* and its implications in the classification of the Pseudogrammidae (Pisces : Perciformes). *Z. Morph. Tiere* 65 : 315 - 326
- SMITH, C.L. & YOUNG, P. H. (1966), Gonad structure and the reproductive cycle of the kelp bass, *Paralabrax clathratus* (GIRARD), with comments on the relationships of the serranid genus *Paralabrax*.
Calif. Fish and Game 52 : 283 - 292

- SORGE, H. (1932), Anatomische Untersuchungen am Bitterling ,
Das Aquarium , Jhg. 1932 : 147-153, 173-179, 192-196
- SPARTÀ, A. (1933), Contributo alla conoscenza di uova e larve nei
Labridi, R.Comit.Talass.Ital. Mem. 203 : 1 - 16
- (1956), Uova, larve e stadi giovanili di Teleostei,
Fauna e Flora del Golfo di Napoli 38 : 576 - 594
- SRIRAMULU, V. & RAJALAKSHMI, M. (1966), Origin of new crop of oocytes
in *Gobius giuris* (HAMILTON-BUCHANAN).
Z. mikr. anat. Forsch. 75 : 64 - 73
- STANLEY, H.P. (1963), Urogenital morphology in the chimaeroid fish,
Hydrolagus colliei (LAY & BENNET).
J. Morph. 112 : 99 - 127
- STEINITZ, H. (1952), Notes on fishes from Cyprus.
Bull. Inst. Océanogr. Monaco No. 1004 : 1 - 12
- STENGER, A.H. (1959), A study of the structure and development of
certain reproductive tissues of *Mugil cephalus* (L.).
Zoologica N.Y. 44 : 53 - 70
- STEPHAN, P. (1901), A propos de l'hermaphroditisme de certains poissons.
C.R. Assoc. Franc. Avanc.Scic., 30^{me}Sess. : 142
- STOLK, A. (1950), The ovarian occlusion apparatus in the viviparous
cyprinodonts *Lebistes reticulatus* (PETERS) and *Xiphophorus*
helleri (HECKEL).
Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch. 53 : 526 - 530
- STOLL, L.M. (1955), Hormonal control of the sexually dimorphic pig-
mentation of *Thalassoma bifasciatum*.
Zoologica N.Y. 40 : 125 - 132
- SYRSKI, S. (1876), Wydpadki poszukewan... (De piscium osseorum
organis genitalibus) Kosmos 1 (Lemberg)
(zit. n. REINBOTH 1962 a)

- TAKAHASHI, H. & TAKANO, K. (1971), Sex hormone induced precocious hypertrophy and ciliation of epithelial cells in the ovarian lumen of the goldfish.
Annot. Zool. Jap. 44 : 32 - 41
- TAKAHASHI, N. (1917), On the homology of the median longitudinal muscles supracarinalis and infracarinalis - with the fin-muscles of the dorsal and the anal fins, and their functions.
Jour. Coll. Agric. 6 : 199 - 213
- TAKANO, K. (1968), Fine structure of the wall of the ovarian Lumen in the teleost, *Oryzias latipes*.
Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 19 : 76 - 82
- TEE-VAN, J. (1932), Color changes in the bluehead wrasse, *Thalassoma bifasciatum* (BLOCH).
BULL. N.Y. Zool. Soc. 35 : 43 - 47
(zit. n. ROEDE (1972) u.v.a.)
- TOZAWA, T. (1923), Studies on the pearl organ of the goldfish.
Annot. Zool. Jap. 10 : 253 - 263
- (1929), Experiments on the development of the nuptial coloration and pearl organs of the Japanese bitterling.
Folia Anat. Jap. 7 : 407 - 417
- TROMP-BLOM, N. (1959), The ovaries of *Gasterosteus aculeatus* (L.), (Teleostei) before, during and after the reproductive period.
Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch. Ser. C 62 : 225 - 237
- TUCHMANN, H. (1936), L'influence de l'extract de lobe antérieur de l'hypophyse sur le tractus génital d'un labridé.
C.R. Soc. Biol. Paris 123 : 972 - 975
- ULMANN, R. (1923 a), O vývodných cestách urogenitálního aparátu u hořavky; (Sur les voies excrétoires de l'appareil urogénital du *Rhodeus amarus*).
Publ. Biol. École H. Ét. Vét., Brno : 2 (15) : 239 - 264
- (1923 b), O rektálních a urogenitálních papilách teleostei. (Über die Rektal- und Urogenitalpapillen der Teleostier)
Publ. Biol. École H. Ét. Vét. 2 (19) : 315 - 324

- URASAKI, H. (1972 a), Effects of restricted photoperiod and melatonin administration on gonadal weight in the Japanese killifish. *J. Endocrinol.* 55 : 619 - 620
(1972 b), Role of the pineal gland in gonadal development in the fish *Oryzias latipes*.
Annot. Zool. Jap. 45 : 152 - 158
- VAN DEN BROEK, A.J.P. (1933), Gonaden und Ausführungsgänge, in : L. BOLK et al. (Eds.): *Handb. vgl. Anat. Wirbeltiere*
Bd. 6 : 1 - 154 , Urban & Schwarzenberg - Berlin/Wien
- VAN OORDT, G.J. & VAN DER MAAS, C.J.J. (1926), Castration and implantation of gonads in *Xiphophorus helleri* (HECKEL), (Teleost).
Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch. 29 : 1172 - 1175
- VAUPEL, J. (1929), The spermatogenesis of *Lebistes reticulatus*.
J. Morph. 47 : 555 - 587
- VIVIEN, J.-H. (1939), Rôle de l'hypophyse dans le déterminisme du cycle génital femelle d'un téléostéen, *Gobius pagellus* L. .
C.R. Acad. Sci. Paris 208 : 948 - 949
- VLAMING, V.L. DE , SAGE, M. & C HARLTON, C.B. (1974), The effects of melatonin treatment on gonosomatic index in the teleost, *Fundulus similis*, and the tree frog, *Hyla cinera*.
Gen. Comp. Endocrin. 22 : 433 - 438
- WALLACE, W. (1904), Observations on ovarian ova and follicles in certain teleostean and elasmobranch fishes.
Quart. Journ. Micr. Sci. N.S. 47 : 161 - 213
- WARD, J. W. (1969), Hematological studies on the Australian lungfish, *Neoceratodus forsteri*. *Copeia* 1969 : 633 - 635
- WEINREB, E.L. (1963), Studies on the fine structure of teleost blood cells. I. Peripheral blood.
Anat. Rec. 147 : 219 - 238
- WEISEL, G.F. (1949), The seminal vesicles and testes of *Gillichthys*, a marine teleost. *Copeia* 1949 : 101 - 110

- WEISHAUPT, E. (1925), Die Ontogenie der Genitalorgane von *Girardinus reticulatus*. Z. wiss. Zool. 126 : 571 - 611
- WILLIAMSON, H.C. (1911), Report on the reproductive organs of *Sparus centrodonatus* (DELAROCHE); *Sparus cantharus* (L.); *Sebastes marinus* (L.); and *Sebastes dactylopterus* (DELAROCHE); and the ripe eggs and larvae of *Sparus centrodonatus* (?), and *Sebastes marinus*.
Fish. Bd. Scotl., Sci. Invest., 1910, I : 3 - 35
- YAMAMOTO, K. (1962), Origin in the yearly crop of eggs in the medaka, *Oryzias latipes*. Annot. Zool. Jap. 35 : 156 - 161
- (1963), Cyclical changes in the wall of the ovarian lumen in the medaka, *Oryzias latipes*.
Annot. Zool. Jap. 36 : 179 - 186
- YAMAMOTO, K. & SHIRAI, K. (1962), Origin of the yearly crop of eggs in the bitterling *Rhodeus ocellatus*.
Annot. Zool. Jap. 35 : 218 - 222
- YAMAMOTO, K. & YAMAZAKI, F. (1961), Rythm of development in the oocyte of the goldfish, *Carassius auratus*.
Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 12 : 93 - 110
- YAMAMOTO, T. (1969), Sex differentiation, in : W.S. HOAR & D.J. RANDALL (Eds.): Fish physiology, Vol. III, pp. 117 - 175
AP - N.Y./London
- YAMAMOTO, T. & SUZUKI, H. (1955), The manifestation of the urogenital papillae of the medaka (*Oryzias latipes*) by sex hormones.
Embryologia 2 : 133 - 145
- YAMAMOTO, T. S. (1963), Eggs and ovaries of the stickleback, *Pungitius tymensis*, with a note on the formation of a jelly-like substance surrounding the egg.
J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI Zool. 15 : 190 - 201
- YARON, Z. (1971), Observations on the granulosa cells of *Acanthobrama terrae-sanctae* and *Tilapia nilotica* (Teleostei).
Gen. Comp. Endocrin. 11 : 247 - 252
- ZUNARELLI-VANDINI, R. (1965), Il problema dei maschi primari di *Coris julis*. Monit. zool. ital. 73 : 102 - 110
-

LEBENS LAUF

Am 13. Oktober 1942 wurde ich als zweiter Sohn des Ehepaares Dr. Ing. Erich und Margarethe Kuhn, geb. Ostermann, in Ludwigshafen am Rhein geboren.

Nach dem Besuch der Volksschule in Ludwigshafen besuchte ich das dortige naturwissenschaftliche Carl Bosch-Gymnasium bis zur Obertertia. Nach kurzer Unterbrechung der Gymnasialzeit und dem Beginn einer Maschinenschlosserlehre wurde ich 1959 in das Internat "Schülerheim Kirchheimbolanden" aufgenommen, wo ich am dortigen Staatl. Nordpfalzgymnasium 1964 die Reifeprüfung ablegte.

Im Sommersemester 1964 begann ich an der Johannes Gutenberg - Universität das Studium der Biologie. Tauchsport-Reisen zu verschiedenen Mittelmeerküsten weckten in mir schon früh ein besonderes Interesse für die marine Fauna. Anlässlich einer Meeresbiologischen Exkursion lernte ich Herrn Prof. Dr. R. Reinboth und sein Arbeitsgebiet kennen. Nach Abschluß meines Pflichtstudiums bat ich Herrn Reinboth, unter seiner Anleitung den Geschlechtswechsel und auch das Verhalten des an den Küsten Mallorcas reichlich vorkommenden Pfauerlippfisches (*Th. pavo*) untersuchen zu dürfen. Forschungsreisen in die Karibische See (1969 und 70) zusammen mit Herrn Prof. Reinboth gaben mir Gelegenheit zu vergleichenden Verhaltensbeobachtungen an tropischen Lippfischen. Als Auswertung und Ergebnis meiner Forschungsaufenthalte an der Südostküste Mallorcas (1968 und 69) konnte ich 1973 meine Diplomarbeit (Freiwasserverhalten von *Th. pavo*) und jetzt die vorliegende Dissertation einreichen.

Seit 1969 bin ich mit der Lehrerin Christel Lanwer verheiratet. Die Notwendigkeit, einen Unterhaltsbeitrag für meine Familie zu leisten und für meinen inzwischen fünfjährigen Sohn zu sorgen, hat den Studienabschluß verzögert. Neben verschiedenen Jobs arbeitete ich 1973 als Verw. Angest. (htg.) im Ressort Planung und Struktur der Johannes Gutenberg-Universität an der Errichtung einer Studienverlaufsdatei für den F.B. Biologie. Seit Dezember 1973 bin ich als Wiss. Mitarbeiter am hiesigen Institut für Genetik tätig, wo ich überwiegend Verwaltungs- und Unterrichtsaufgaben wahrnehme.

